АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

# БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 62

6

ИЮНЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1977

*Журнал основан в 1916 г.*
*Издается 12 раз в год*

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

*Е. Г. Бобров*, *М. М. Голлербах*, *О. В. Заленский*, *Е. М. Лавренко* (главный редактор), *Д. В. Лебедев*, *Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц*, *Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская*, *Т. А. Работнов*, *В. И. Разумов*, *Л. Е. Родин*, *И. Д. Романов*, *А. К. Скворцов*, *В. Б. Сочава*, *А. Л. Тахтаджян*, *А. И. Толмачев*, *Ан. А. Федоров*, *Б. А. Юрцев*, *М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

*E. G. Bobrov*, *An. A. Fedorov*, *M. M. Hollerbach*, *E. M. Lavrenko* (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev*, *H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz*, *B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Pontatovskaja*, *T. A. Rabotnov*, *V. I. Razumov*, *L. E. Rodin*, *I. D. Romanov*, *A. K. Skvortsov*, *V. B. Soczava*, *A. L. Takhtajan*, *A. I. Tolmatchev*, *M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *B. A. Yurtsev*, *O. V. Zalensky*.

*Адрес редакции «Ботанического журнала»:*
*199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, д. 1. Телефон 218-36-12*
*Ленинградское отделение издательства «Наука»*

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Л. Я. Комм*, *Л. А. Привалова* и *Г. В. Суворова*
Сдано в набор 4/III 1977 г. Подписано к печати 25/V 1977 г. Формат бумаги 70×108¹/₁₆.
Печ. л. 9¹/₂+5 вкл. (⁵/₈ печ. л.)=14.14 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 16.23. Тип. зак. 194.
М-26078. Тираж 2680.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

УДК 576.1 : 581.137.3 : 582 5/.9

Э. С. Терехин

# ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ОСНОВНЫХ ТИПОВ И ФОРМ ПАРАЗИТИЗМА ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

E. S. TERYOKHIN. ORIGIN AND EVOLUTION OF THE BASIC TYPES AND MODES OF PARASITISM IN FLOWERING PLANTS

Паразитные цветковые растения — удобная модель для изучения некоторых общебиологических проблем: смены экологических ниш (перехода на новый питающий субстрат, изменения способов питания, т. е. перехода от фотоавтотрофного к чужеядному питанию), смены фотоавтотрофного типа метаболизма гетеротрофным, влияния изменившегося образа жизни на структурную эволюцию.

Достижения последних лет в изучении видового состава паразитизма покрытосеменных, типов и форм паразитизма этих растений позволяют с новых позиций рассмотреть вопрос о происхождении и эволюции их паразитизма. В статье рассматриваются некоторые аспекты эволюционного становления чужеядности и ее дальнейшего совершенствования у представителей основных типов и форм паразитных цветковых. Признается, что наличие специфического комплекса условий, приводящих к эволюционному становлению чужеядности покрытосеменных,— основной фактор, сдерживающий распространение явлений паразитизма среди покрытосеменных растений. С другой стороны, гетерохронность и политопность возникновения паразитизма в процессе эволюции свидетельствуют о существовании постоянного негативного давления в биоценозах, приводящего к неоднократным попыткам ухода от этого давления, путем перехода к чужеядному питанию.

Эволюционный переход цветковых растений к ксенопаразитному существованию осуществляется на основе метаболизма и структурной организации фотоавтотрофного типа, вероятно, в результате конкуренции за достаточное и стабильное водно-минеральное питание. Гетеротрофия — вторичный результат эволюционного развития чужеядности.

Направления эволюции чужеядности цветковых растений определяются формой паразитизма (способом чужеядного питания). Канализация эволюции тех или иных типов паразитных консорциев не приводит к «эволюционным тупикам». Для представителей всех типов и форм паразитизма цветковых характерны две общие эволюционные тенденции: онтогенетически все более ранний переход спорофита паразитного растения к чужеядности и все большее сближение характера метаболических процессов растений-паразитов и растений-хозяев.

Паразитные цветковые растения представляют собой удобную модель для изучения некоторых общебиологических проблем. Процесс эволюционного становления и совершенствования чужеядности у цветковых растений отражает (в одной из наиболее ярких форм) общие закономерности кардинальных эволюционных преобразований высокоорганизованных биологических систем. Паразитизм цветковых отражает также путь эволюционных преобразований, совершающихся под воздействием биотических факторов, важную роль которых в эволюционном процессе подчеркивал Дарвин. Поразительные по глубине преобразования происходят здесь на фоне относительно стабильных условий абиотической среды.

Паразитизм покрытосеменных представляет собой яркий контраст с основным направлением эволюции фотоавтотрофных растений. Из этого следует, что сравнительное изучение автотрофных и паразитных цветковых растений служит одной из наиболее доступных в настоящее время моделей для исследования некоторых общих проблем эволюции.

1 © Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1977

Два ряда исследований позволяют обсудить проблему паразитизма покрытосеменных с новых, современных позиций.

Во-первых, исследования последнего времени показали, что видовой состав паразитных цветковых растений значительно шире, чем это предполагалось до недавнего времени. За последние десятилетия установлено, что все так называемые сапрофитные и полусапрофитные цветковые растения являются растениями облигатно микотрофными с эндотрофными и эктоэндотрофными типами микоризы (Имс, Мак Даниельс, 1935; Купревич, 1952; Harley, 1959, и др.). Еще Ф. М. Каменский (1883) и Бернард (Bernard, 1899, 1909) показали, что в клетках корней грушанок и орхидей происходит фагоцитоз гиф микоризного гриба. В дальнейшем было доказано, что тот или иной тип фагоцитоза (толипофагия, птиофагия и др.) свойствен всем «сапрофитным» и «полусапрофитным» покрытосеменным растениям (Burgeff, 1943).

Многие наблюдения и эксперименты убедительно показывают, что цветковые растения с эндотрофными и эктоэндотрофными микоризами находятся с их микоризными грибами в отношениях взаимного паразитизма (Christoph, 1921; Burges, 1936; Lück, 1940, 1941; Vermeulen, 1947; Schaede, 1948, 1962; Björkmann, 1956, 1960, и др.). Это убеждение разделяют теперь ведущие специалисты в области изучения микотрофии (Burgeff, 1943, 1959; Schmucker, 1959a; Kern, 1959; Schaede, 1962, и др.). Таким образом, представления о способах чужеядности цветковых значительно расширились.

Во-вторых, многое сделано для выяснения особенностей чужеядности в разных таксонах паразитных покрытосеменных. Интересны работы Куита (Kuijt, 1960, 1969, и др.), посвященные изучению особенностей чужеядности в сем. *Loranthaceae*, которые привели к расширенной интерпретации понятия «эндофитной системы». Не менее любопытны работы Христофа (Christoph, 1921), Бургефа (Burgeff, 1932, 1936, 1943, 1959), Люка (Lück, 1940, 1941), Линеля (Lihnell, 1942), посвященные изучению особенностей чужеядности в семействах *Pyrolaceae* и *Orchidaceae*.

Сравнительное изучение особенностей паразитизма и онтогенеза чужеядных растений в разных таксонах цветковых растений позволило нам создать систему основных типов и форм паразитизма покрытосеменных (Терехин, 1962, 1965, 1968а, б, 1972, 1973, и др.). Значение этой классификации, представленной на схемах 1, 2 и 4 (см. ниже), состоит в том, что она создает необходимую основу для изучения происхождения и эволюции основных способов чужеядности паразитных цветковых.

В настоящее время известны следующие классификации чужеядных покрытосеменных.

Это прежде всего разделение паразитных цветковых на категории зеленых растений-паразитов (или растений-полупаразитов) и паразитных растений, утративших в основном или полностью аппарат фотосинтеза (голопаразитные формы). Соответственно этому существует разделение микотрофных паразитных растений на «полусапрофитные» и «сапрофитные» формы. Имеется и сравнительно редко используемое в литературе по отношению к паразитным цветковым разделение на факультативную и облигатную формы паразитизма. Известна, наконец, и классификация чужеядности покрытосеменных на категории корневого (наземного) и стеблевого (эпифитного) паразитизма.

Выделение зеленых (полупаразитных) и факультативных форм чужеядности свидетельствует собственно не о действительных формах паразитизма, а о степени эволюционного совершенства чужеядного существования. Эти классификации не дают нам представления о разнообразии способов чужеядности паразитных цветковых.

Более интересна довольно распространенная в настоящее время концепция корневого (наземного) и стеблевого (эпифитного) паразитизма цветковых (Kuijt, 1960, 1969, и др.). Сторонники этой концепции рассматривают наземный паразитизм (т. е. паразитизм на корнях растений-хозяев) и эпифитный паразитизм (паразитизм на их стеблях) в качестве

особых способов (форм) чужеядности. Это, однако, не совсем правомерно. Во-первых, оказалось, что главное не в том, в какие структуры растения-хозяина внедряется гаусторий паразита, а посредством каких органов паразитного растения происходит чужеядное питание. Как в случаях наземного паразитизма, так и при эпифитном паразитизме питание растения-паразита происходит за счет внедрения в ткани растения-хозяина преобразованных в гаустории корневых апексов.

Кроме того, известны паразитные растения, которые в зависимости от складывающихся для их прорастания условий паразитируют либо на корнях, либо на стеблях растений-хозяев (*Gaiadendron* из сем. *Loranthaceae*). Среди представителей этого семейства большинство видов паразитирует на стеблях, но есть ряд видов из родов *Nuytsia* и *Atkinsonia*, паразитирующих, как правило, на корнях растений-хозяев. В том же семействе отмечен случай чужеядности эпифитного паразита *Arceuthobium campylopodum* на корнях сосны (Kuijt, 1969).

Среди представителей сем. *Santalaceae*, являющихся в большинстве своем корневыми паразитами, известен целый ряд родов, представители которых паразитируют на стеблях растений-хозяев (*Phacellatia*, *Cladomyza*, *Dendromyza*, *Dendrotropa*, *Dufrenoya*, *Hylomyza*). Некоторые представители сем. *Rafflesiaceae*, проникая при прорастании в корни растений-хозяев, в дальнейшем врастают в ткани стеблей, и здесь происходят развитие их вегетативного тела и подготовка к половому воспроизведению (некоторые виды *Cytinus*, и, вероятно, *Pilostyles* и *Apodanthes*).

Ниже мы попытаемся показать, что концепция «наземного» и «эпифитного» паразитизма не отражает основных направлений в эволюции паразитных цветковых. Паразитизм на стеблях растений-хозяев (в воздушной среде) и паразитизм на корнях этих растений (в почве) в некоторых случаях способствуют развитию чужеядности в том или ином направлениях (например эндо- или эктопаразитизма), но, по-видимому, нет каких-либо данных для установления прямой связи между «стеблевым» или «корневым» паразитизмом и тем или другим способом чужеядности.

Схема 1

Основные типы и формы паразитизма покрытосеменных растений




Разработанная нами система типов и форм паразитизма покрытосеменных (Терехин, 1968а, б), представленная на схеме 1, включает следующие два основных типа чужеядности:

1) Тип ксенопаразитизма. В него мы включаем растения, паразитирующие на других (главным образом цветковых) растениях посредством специализированных гаусториальных структур. Этот тип паразитизма основан на межклеточных взаимодействиях тканей паразита и растения-хозяина.

2) Тип аллелопаразитизма. К нему мы относим цветковые растения, которые находятся со своими партнерами в состоянии взаимного паразитизма. Аллелопаразитизм характеризуется внутриклеточными взаимодействиями тканей цветкового растения и микоризного гриба. Здесь происходит внутриклеточное усвоение (фагоцитоз) гиф микоризного гриба или их содержимого цветковым растением.

Сочетание способа взаимодействия тканей паразита и растения-хозяина с тем или иным способом перехода цветкового растения к чуже-

ядности характеризует каждую из четырех основных форм паразитизма покрытосеменных.

У представителей первой (оробанхоидной) формы ксенопаразитизма переход к чужеядности осуществляется путем внедрения в ткани растения-хозяина гаусториальных органов, всегда являющихся производными базального (корневого) полюса зародыша. У представителей второй (кускутоидной) формы ксенопаразитизма переход к чужеядности осуществляется путем внедрения в ткани растения-хозяина гаусториальных структур, представляющих собой эволюционно преобразованные апексы адвентивных корней. Эти структуры в онтогенезе всегда являются производными апикального (стеблевого) полюса зародыша.

Представителям первой (монотропоидной) формы аллелопаразитизма свойствен переход к чужеядности посредством формирования специализированных гаусториальных (фагоцитарных) тканей у проростка, развивающегося из базального (корневого) полюса зародыша. Представителям второй (орхидоидной) формы аллелопаразитизма присущ переход к чужеядности за счет фагоцитоза в клетках базальной зоны зародыша.

Переходя к вопросу об эволюционном становлении паразитизма с позиций разработанной нами системы типов и форм чужеядности, мы должны отметить следующее: уже первичный анализ распространения и уровня специализации паразитных таксонов среди автотрофных покрытосеменных проясняет некоторые стороны происхождения чужеядных растений. Становится очевидным, например, что паразитизм неоднократно возникал в разных, не связанных близким родством группах цветковых растений. Так, довольно ясно независимое происхождение паразитных представителей порядков *Scrophulariales*, *Laurales*, *Santalales*, *Aristolochiales*, *Polemoniales*, *Boraginales*, *Ericales*, *Iridales*, *Liliales* и др.

Весьма вероятно также, что чужеядные виды и роды неоднократно и независимо формировались в близкородственных таксонах, в границах одного семейства, например сем. *Scrophulariaceae*. Об этом свидетельствуют существеннейшие различия в степени функциональной и структурной адаптации тех или иных паразитных видов. Так, например, габитус и онтогенез представителей паразитного рода *Euphrasia* в целом (за исключением отдельных перестроек корневых структур в гаусториальные) подобны таковым автотрофных растений из сем. *Scrophulariaceae*, а такие высокоспециализированные растения-паразиты, как *Harveya*, *Hyobanche* (*Rhinanthoideae*) или *Striga orobanchoides* из того же подсемейства характеризуются габитусом и особенностями онтогенеза, свойственными представителям наиболее совершенных паразитных семейств (например *Orobanchaceae*). Мало вероятно, что столь большие различия в структурных адаптациях могут быть обусловлены только различиями в темпах эволюционных преобразований.

Комплексы факторов, обусловливающие эволюционные структурные преобразования как слабоспециализированных, так и высокоспециализированных паразитных родов или видов из сем. *Scrophulariaceae*, очень сходны, если не идентичны. В связи с этим можно с большой долей вероятности предполагать, что различия в степени их функциональной и структурной адаптации к паразитному образу жизни обусловлены именно различиями исторического времени их паразитного существования, но не различиями в темпах эволюции (см. также Musselman, Dickison, 1975).

Даже в пределах одного рода *Striga* можно обнаружить как слабоспециализированные факультативно паразитные виды (*S. euphrasioides*), так и весьма специализированные виды (*S. orobanchoides*), близкие по своей организации и характеру онтогенеза к *Orobanche*. Кстати, пример рода *Striga* указывает и на возможность неоднократного возникновения паразитизма в одном роде. Таким образом, анализ распространения и степени специализации паразитных таксонов среди автотрофных покрытосеменных позволяет предполагать гетерохронное и политопное происхож-

дение чужеядного способа питания. Если явления чужеядности у представителей разных, не связанных между собой порядков цветковых свидетельствуют в основном о политопном происхождении паразитизма, то резкие различия в уровнях специализации у близкородственных таксонов (в ранге вида и рода) показывают гетерохронное становление паразитизма в процессе эволюции.

Общий анализ распространения и уровня структурной организации паразитных цветковых не позволяет, однако, ответить на вопросы о причинах, условиях и способах эволюционного становления чужеядности этих растений и о путях и формах эволюции паразитизма. Для выяснения названных вопросов необходимы другие подходы, требуется анализ разных аспектов чужеядности, взаимоотношений партнеров по паразитному симбиозу, экологических (этологических), физиолого-биохимических и морфогенетических аспектов этого явления.

В сущности представителей разных типов и форм паразитизма цветковых объединяет лишь сам факт чужеядного существования. Способы перехода от фотоавтотрофного способа существования к чужеядности и дальнейшая эволюция паразитизма столь различны у представителей разных типов форм чужеядности, что только их раздельный анализ способен пролить свет на отмеченные выше процессы.

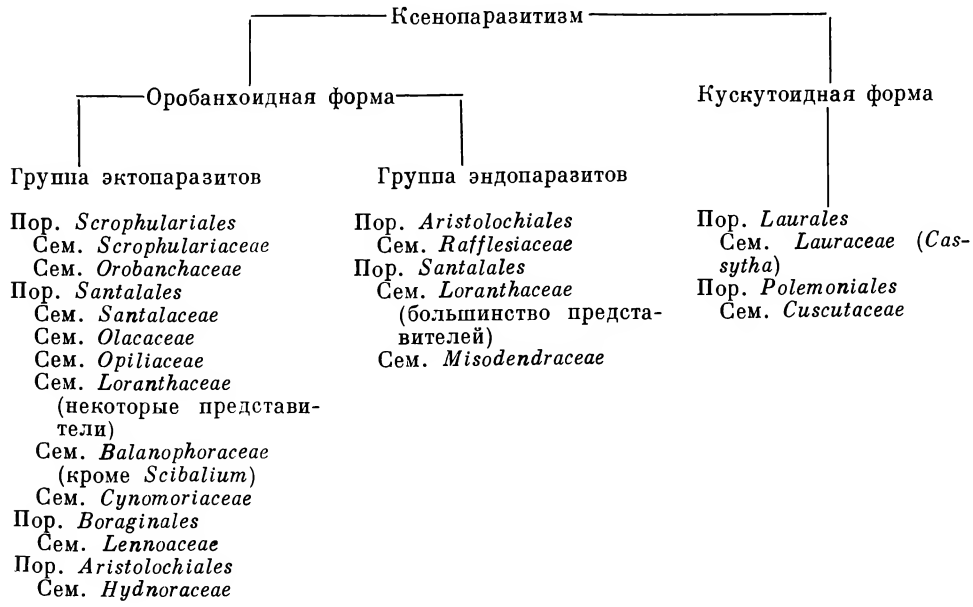
Разумеется, и в границах каждой формы паразитизма наблюдаются определенные различия в эволюции чужеядности, но общность способа чужеядности и накладываемые им ограничения на эволюционный процесс проявляются достаточно отчетливо.

## Происхождение и эволюция чужеядности оробанхоидной формы ксенопаразитизма

Эта форма ксенопаразитизма включает представителей 12 семейств цветковых растений (схема 2). Напомним, что у растений с оробанхоидной формой ксенопаразитизма переход проростков к чужеядности осуществляется путем внедрения в ткани растения-хозяина гаусториальных структур, всегда являющихся в конечном счете производными базального (корневого) полюса зародыша. Это преобразованные в гаустории апексы корней или радикулы (зародышевого корешка).

Схема 2

Состав и классификация растений-ксенопаразитов по способам чужеядности



Особенности индивидуального развития растений-паразитов (отражающие тот или иной характер их взаимоотношений с растениями-хозяевами) позволяют разделить представителей оробанхоидной формы паразитизма на две группы: эктопаразитов и эндопаразитов. В типичных случаях растения-эктопаразиты характеризуются тем, что их развитие, половое и вегетативное размножение протекают вне тканей растений-хозяев (экстраматрикально). Контакт с растением-хозяином осуществляется у них только посредством специализированных гаусториальных структур (*Santalaceae*, *Olacaceae*, *Opiliaceae*, *Lennoaceae*, *Scrophulariaceae*, *Hydnoraceae*, *Cynomoriaceae*, *Orobanchaceae*, большинство представителей сем. *Balanophoraceae*, некоторые *Loranthaceae*).

Напротив, у растений-эндопаразитов вегетативное развитие и размножение, а часто и первые этапы полового воспроизведения происходят в тканях растений-хозяев (интраматрикально). Такой способ развития свойствен большинству представителей сем. *Loranthaceae*, всем *Rafflesiaceae*, а также, вероятно, и представителям сем. *Misodendraceae*. Экто- и эндопаразитизм представляют собой два особых направления в эволюции взаимоотношений растений-паразитов и растений-хозяев. Следует, однако, иметь в виду, что эндопаразитизм, очевидно, является вторичным результатом развития отношений паразит—хозяин; эти отношения, первоначально, по-видимому, всегда имеют эктопаразитный характер. С другой стороны, эктопаразитизм, являясь исходным во взаимоотношениях паразита и хозяина, определяет оригинальный путь эволюционных преобразований в направлении более полного развития именно такого типа их взаимоотношений.

Анализ явлений паразитизма оробанхоидной формы показывает, что у некоторых представителей эктопаразитных таксонов даже на довольно поздних этапах специализации эволюционное развитие взаимоотношений паразит—хозяин может пойти в направлении эндопаразитизма. Так, например, некоторые черты эндопаразитизма обнаруживаются у видов рода *Scibalium* (*S. depressum*, *S. jamaicense*) — одного из представителей высокоспециализированного эктопаразитного сем. *Balanophoraceae*. Сем. *Loranthaceae* интересно тем, что здесь мы наблюдаем многие примеры переходов от эктопаразитизма к эндопаразитизму.

Экто- и эндопаразитизм нельзя связать с явлениями чужеядности на корнях растений-хозяев («наземный» и «корневой» паразитизм) или с паразитизмом на их стеблях («эпифитный», «стеблевой» паразитизм). Отметим только, что развитие чужеядности в направлении эндопаразитизма чаще свойственно тем представителям оробанхоидной формы, которые паразитируют на стеблях растений-хозяев (*Loranthaceae*).

Не исключена значительная роль эпифитного существования автотрофных растений в становлении «стеблевого» паразитизма. Однако его действительное значение остается не совсем ясным.

Наиболее трудными для анализа эволюционного становления паразитизма цветковых растений являются первые этапы перехода от автотрофного к чужеядному образу жизни. Это объясняется тем, что между явлениями единичного спонтанного паразитизма и закономерным факультативным паразитизмом находится область неизвестного. Теперь еще недостаточно ясно, обусловлена ли эта неизвестность отсутствием на современном этапе развития жизни переходных явлений или, что более вероятно, недостаточной изученностью всего разнообразия явлений паразитизма. Не исключено, что переход от спонтанного паразитизма к его факультативным формам совершался относительно быстрыми темпами. Тем не менее сопоставление уже известных фактов позволяет нам создать некоторое представление и об особенностях самых первых этапов в эволюции чужеядности покрытосеменных растений.

Еще в 1910 г. Мак Дугаль (Mac Dougal, 1910) отметил, что соприкосновение растений может иметь следствием эволюционное возникновение чужеядности. Это представление поддерживается рядом исследователей (Бейлин, 1948; Рахимов, 1965; Malcolm, 1966, и др.). Наиболее полно

эта точка зрения была рассмотрена Малькольмом (1966). По его мнению, основа для перехода покрытосеменных растений к чужеядности создается в результате соприкосновения и срастания корней. Это мнение подкрепляется двумя наблюдениями: во-первых, тенденция к срастанию корней является общей для древесных покрытосеменных растений; во-вторых, успехи искусственных прививок показывают, что барьеры для соединения неродственных или отдаленно родственных растений не очень велики.

Ряд фактов, однако, свидетельствует против этого представления. Наиболее существенные возражения состоят в том, что среди травянистых покрытосеменных (к которым относится большинство растений-паразитов) срастания корней почти неизвестны. Взаимоотношения партнеров по паразитному симбиозу вряд ли можно отнести к типичным явлениям срастания, подобным прививкам, особенно если иметь в виду, что во всех известных случаях паразитизма происходит инвазия тканей паразита в ткани растения-хозяина.

Представление о том, что у большинства высокоспециализированных ксенопаразитных растений органы внедрения в ткани растений-хозяев являются эволюционно преобразованными структурами апекса радикулы, полностью подтвердилось (Kuijt, 1969; Терехин, 1973; Musselman, Dickison, 1975). Такого рода гаусториальные структуры характерны для представителей семейств *Orobanchaceae*, *Cynomoriaceae*, *Loranthaceae* и высокоспециализированных паразитных *Scrophulariaceae*. Анализ строения семян, зародышей и проростков у представителей семейств *Rafflesiaceae*, *Balanophoraceae*, *Hydnoraceae* также не оставляют сомнений в радикулярной природе гаусториев этих растений.

Интерпретация происхождения гаусториальных органов слабоспециализированных растений-паразитов является более трудной. Муссельман и Диккисон (1975) отмечают некоторые различия в развитии апекса латерального корня и гаустория у *Scrophulariaceae*. Однако вслед за Куитом (1969) они пришли к выводу, что эти гаустории представляют собой преобразованный апекс латерального (бокового) корня, развитие которого идет с задержкой. В этой связи нельзя обойти вниманием гипотезу Куита (1969) о раздельном происхождении двух типов гаусториев у паразитных цветковых. Он считает, что у них существуют первичные и вторичные гаустории. Первичные гаустории существуют постоянно и способны обеспечить голопаразитное существование чужеядных растений. Вторичные гаустории — результат преобразования апексов латеральных корней и являются более или менее эфемерной структурой. По его мнению, они не позволяют растениям достигать в процессе эволюции голопаразитного состояния. Как отмечает сам автор гипотезы, ей противоречат многие факты, ибо она предполагает различное эволюционное происхождение и несходную эволюцию паразитизма в пределах генетически единых таксонов. Сравнительный анализ эволюции онтогенеза паразитных представителей *Scrophulariaceae* и *Orobanchaceae* с достаточной очевидностью показывает, что высокоспециализированные паразитные растения этих семейств с первичными гаусториями являются продуктом эволюционного совершенствования менее специализированных паразитных растений с вторичными гаусториями (Терехин, 1968а, б, 1972, 1973, 1975).

Этот вывод подкрепляется также следующими наблюдениями. Известны случаи спонтанного и искусственно вызванного паразитизма, связанного с внедрением в ткани растений-хозяев именно корневых апексов (Pee-Laby, 1904; Mac Dougal, 1910, 1911, 1917). При индуцированном паразитизме у автотрофных растений-агрессоров наблюдались преобразования корневых апексов (вздутия), в чем-то сходные с теми, которые наблюдаются при формировании гаусториальных структур. Следует отметить также, что между гаусториальными структурами представителей *Orobanchaceae*, для которых характерны первичные, «радикулярные» гаустории, и *Scrophulariaceae* (большинству которых свойственны вторичные, «латеральные» гаустории) гораздо больше сходства, нежели различий, и при этом последние касаются второстепенных особенностей (Musselman,

Dickison, 1975). Очевидно, что концепция двух типов гаусториальных структур лишь затрудняет понимание действительного процесса эволюционного становления и совершенствования чужеядности паразитных цветковых растений.

В проблеме происхождения паразитизма покрытосеменных в значительной степени спекулятивной является интерпретация перехода единичных явлений чужеядности в закономерно факультативный паразитизм, характерный для вида в целом.

Наиболее существенно здесь представление, что первоначальные преимущества паразитизма, по-видимому, не связаны с переходом от автотрофного к гетеротрофному типу метаболизма. Нам кажется вполне приемлемым взгляд С. П. Костычева (1937) о том, что переход автотрофных покрытосеменных растений к чужеядности основывается прежде всего не на извлечении новых (органических) веществ, но на более стабильном обеспечении уже установившегося фотоавтотрофного типа обмена. Переход к чужеядности может обеспечить большую стабильность водно-минерального питания в данных условиях. Это и было показано на примере хлорофиллоносных паразитных представителей из сем. *Scrophulariaceae* (Костычев, Цветкова, 1921). Этот вывод был подтвержден затем данными о том, что эффективность фотосинтеза у зеленых растений-паразитов не ниже, чем у родственных автотрофных растений (Костычев, 1924). Позднее с привлечением современных, более тонких методов исследования было показано, что паразитные норичниковые, имеющие развитый листовой аппарат, способны извлекать из своих растений-хозяев и некоторое количество органических веществ (Malcolm, 1962; Canthlon et al., 1963; Piehl, 1963; Govier et al., 1967), однако это не снизило ценности основного вывода С. П. Костычева. Количество органических веществ, извлекаемых зелеными паразитными норичниковыми из тканей растений-хозяев, невелико и сопоставимо с количеством органических веществ, поступающих из почвы в корни обычных автотрофных растений (Winter, 1961). Более существенно, на наш взгляд, то, что зеленые облигатные паразиты получают все водное и минеральное питание из корней растений-хозяев. Это доказал Турман (Thurman, 1965 — цит. по Kuijt, 1969) в изящном опыте с *Orthocarpus faucibarbatus*.

Из приведенных выше данных следует вывод, что переход автотрофных покрытосеменных растений к чужеядности не был связан с изменением фотоавтотрофного типа метаболизма. Этот переход прежде всего определялся сменой экологической ниши, обусловленной «поиском» стабильного источника водно-минерального питания. Таким образом, переход к паразитизму является прежде всего акцией экологической, но не физиолого-биохимической. Гетеротрофный тип метаболизма устанавливается у паразитных цветковых позднее, в процессе дальнейшей эволюции облигатного паразитизма. Его формирование маркируется переходом к голопаразитизму (см. Березнеговская, 1963).

Механизм извлечения растением-паразитом питательных веществ из тканей растения-хозяина изучен еще очень слабо. Предполагается, что для этого имеются три возможности: тургорное давление, осмотическая абсорбция гаусторием и транспирационный пул (Hartel, 1959). Как отметил Малькольм (1966), можно допустить наличие каждого из этих механизмов, но для любого из них имеются исключения. Большинство паразитов имеют положительное тургорное давление, более высокую осмотическую концентрацию, чем у растения-хозяина, и необычайно высокую транспирацию (Seeger, 1910; Kamerling, 1914; Hartel, 1956, 1959; Spraque, 1962; Piehl, 1965; Kuijt, 1969, и др.).

Интересные дополнения к нашим представлениям о происхождении оробанхоидной формы паразитизма дают наблюдения над факультативными и слабоспециализированными паразитами из сем. *Scrophulariaceae*. Рядом исследователей были отмечены случаи завершения жизненного цикла хлорофиллоносных паразитных растений в отсутствие их растений-хозяев (Heinricher, 1917; Hambler, 1958; Heckard, 1962; Yeo, 1964; Go-

vier, Harper, 1965; Thurman, 1965 — цит: по Kuijt, 1969; Curtis, Canthlon, 1965; Chuang, Heckard, 1971; Nwoke, Okonkwo, 1974, и др.). Выявленная в экспериментах факультативность чужеядности у паразитных растений с развитым аппаратом фотосинтеза (*Odontites verna*, *Euphrasia minima*, *Orthocarpus faucibarbatus*, *Buchnera hispida* и др.) также свидетельствует о том, что фотоавтотрофный тип метаболизма далеко не сразу после перехода к паразитизму сменяется гетеротрофным.

Поскольку дальнейшие этапы эволюции облигатного паразитизма цветковых растений были подробно обсуждены нами ранее (Терехин, 1972, 1973, 1975), мы лишь кратко опишем основные этапы эволюции экто- и эндопаразитизма у ксенопаразитов оробанхоидной формы.

I. Случайный эктопаразитизм. Не закрепленная в генофонде вида способность к извлечению воды и минеральных веществ из живых тканей других растений на основе структурных и физиологических особенностей автотрофной организации. Примеры: *Passiflora coerulea* на корнях *Evonimus japonica*, *Opuntia blakeana* на *Carnegia gigantea* и др.

II. Факультативный эктопаразитизм. Закрепленная в генофонде вида способность к образованию гаусториальных органов, тканей и клеток, проявляющаяся на основе случайных контактов с корнями окружающих растений (спонтанные тигмотропические реакции, диморфизм апикальных структур корня). Метаболизм автотрофного типа. Примеры: *Odontites verna*, *O. serotina*, *Euphrasia minima*, *Orthocarpus faucibarbatus*, некоторые виды *Castilleja* и др.

III. Первый этап облигатного эктопаразитизма. Облигатное развитие гаусториальных структур на основе случайных контактов корневых апексов растений-паразитов с корнями окружающих растений (облигатный тигмотропизм ) Развитие специфичности (начальные этапы формирования круга растений-хозяев). Неполная утрата способности к развитию корневых волосков. Метаболизм автотрофного типа. Примеры: *Euphrasia occidentalis*, *E. pseudokerneri*, *E. anglica*, *Melampyrum arvense*, *Striga euphrasioides*, *Castilleja franciscana*, *Pedicularis canadensis*, некоторые виды *Gerardia* и др.

IV. Второй этап облигатного эктопаразитизма. Облигатный тигмотропизм гаусториально-корневых структур. Постепенная утрата способности к образованию корневых волосков. Дальнейшее развитие специфичности (формирование определенного круга растений-хозяев). Метаболизм автотрофного типа. Примеры: *Rhynchocorys orientalis*, *Rhinanthus major*, *Pedicularis sibthorpii*, *Gerardia purpurea*, *G. pedicularis*, *Castilleja affinis* и др.

V. Третий этап облигатного эктопаразитизма. Частичная, все более усиливающаяся редукция аппарата фотосинтеза или онтогенетически позднее его формирование. Переход от облигатного тигмотропизма к хемотропизму проростков, индуцированному выделениями из корней растений-хозяев, и в связи с этим переход к онтогенетически более раннему контакту с корнями растения-хозяина. Переход к гетеротрофному типу метаболизма. Примеры: *Gerardia aphylla*, *Striga asiatica*, *Tozzia alpina*, *Lathraea squamaria* и др.

VI. Четвертый этап облигатного эктопаразитизма. Полная или почти полная утрата собственного аппарата фотосинтеза. Индукция прорастания химическими выделениями из корней растений-хозяев. Облигатный хемотропизм органов чужеядного питания и хемоориентация роста проростков. Метаболизм гетеротрофного типа. Изменение хода онтогенеза (метаморфоз) как средства морфогенетических приспособлений к чужеядному образу жизни. Примеры: *Striga orobanchoides*, *Hyobanche*, *Orobanche pallidiflora* и др.

VII. Пятый этап облигатного эктопаразитизма. Дифференциация высокоспециализированных систем полового и вегетативного размножения. Развитие модификаций метаморфизованного типа онтогенеза. Формирование механизмов изменения специфичности. При-

меры: *Orobanche cumana*, *Aeginetia indica*, *Phacellanthus tubiflorus*, *Mannagettaea ircutensis*, представители семейств *Balanophoraceae* и *Cynomoriaceae* и др.

Эволюцию эндопаразитизма характеризуют два основных этапа.

I. Становление эндофитной системы развития растения-паразита (*Viscum*, *Rafflesia* и др.).

II. Формирование изофазного метаболизма и развитие растения-паразита и растения-хозяина (некоторые виды *Arceuthobium*, *Pilostyles haussknechtii*).

Понятие эндофитной системы широко применяет Куит (Kuijt, 1960, 1969, и др.). Оно означает, что вегетативное развитие и размножение, а часто и первые этапы полового воспроизведения протекают в тканях растения-хозяина. Становление эндофитной системы знаменует переход к эндопаразитному существованию, к новому типу взаимоотношений паразита и хозяина.

Представление об изофазном типе метаболизма и развития растений эндопаразитов и их хозяев также развил Куит. Он означает соответствие метаболизма паразита и хозяина, когда регуляцию развития паразита принимает на себя растение-хозяин.

Схема 3

Основные этапы и направления эволюции оробанхоидной формы паразитизма

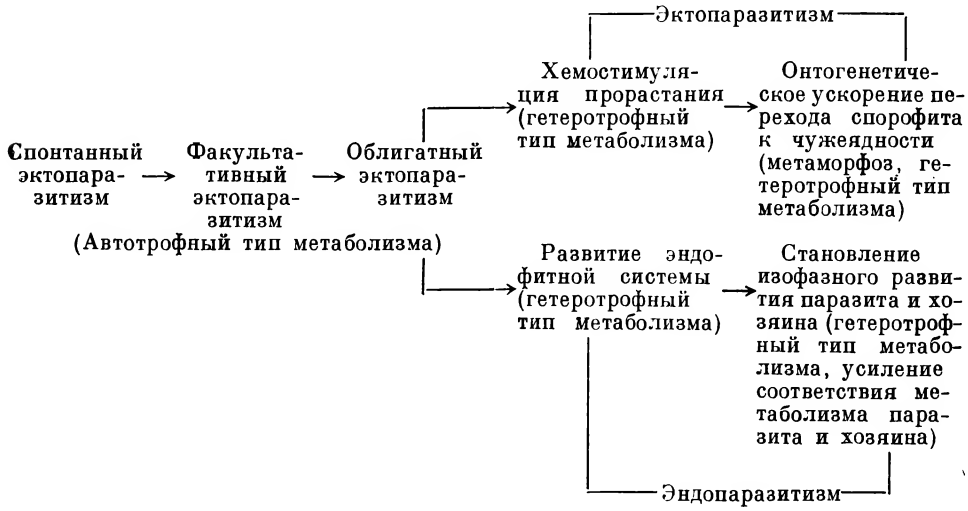



Схема 3 иллюстрирует основные этапы и направления эволюции паразитизма у растений-ксенопаразитов оробанхоидной формы.

Подведем некоторые итоги и сделаем выводы о происхождении и эволюции ксенопаразитизма оробанхоидной формы.

1) Переход от автотрофного к чужеядному существованию происходит постепенно и в целом соответствует схеме: единичный спонтанный паразитизм—факультативный паразитизм (как групповой или видовой признак)—облигатный паразитизм (как признак видов и более высоких таксонов). Этот переход связан с внедрением корневых апексов потенциальных растений-паразитов в ткани растений-хозяев и по тем или другим причинам все более закрепляется в процессе эволюции естественным отбором.

2) Схема эволюционного становления паразитизма предполагает существование факультативного этапа чужеядности, проявляющегося в генетически закрепленном диморфизме развития корневых апикальных структур. Метаболизм слабоспециализированных паразитных растений остается еще по существу метаболизмом фотоавтотрофного типа.

3) Преимуществом, которое приобретает слабоспециализированное паразитное растение (по сравнению с родственными автотрофными видами), является (во времени и в количественном отношении) стабилизация водно-минерального питания.

4) Дальнейшая эволюция ксенопаразитов с оробанхоидной формой чужеядности всегда идет в направлении голопаразитизма (становления метаболизма гетеротрофного типа), происходит онтогенетически все более ранний переход молодых спорофитов к чужеядному существованию, совершенствуются экто- или эндопаразитные взаимоотношения с растениями-хозяевами.

Три первых вывода следует рассматривать в качестве рабочей гипотезы, требующей дальнейшей разработки.

Отметим в заключение, что недавние попытки некоторых исследователей (Atsatt, 1973; Cézard, 1974) разработать представление о переходе автотрофных цветковых растений к ксенопаразитизму как реакции на симбиотические взаимоотношения с патогенными бактериями или грибами основываются на единичных, случайных явлениях симбиоза у высокоспециализированных паразитных растений. К каким результатам в действительности приводят паразитарные симбиозы цветковых растений с грибами, показано в разделе настоящего сообщения, посвященном явлениям аллелопаразитизма.

## Происхождение и эволюция чужеядности кускутоидной формы ксенопаразитизма

В эту форму паразитизма мы включаем сем. *Cuscutaceae* и род *Cassytha* из сем. *Lauraceae*. В то время как у представителей оробанхоидной формы ксенопаразитизма контакт с тканями растения-хозяина устанавливается путем образования гаусториальных структур из радикулы или ее производных, у *Cuscuta* и *Cassytha* гаусториальные структуры являются эволюционно преобразованными апексами адвентивных корней (Kuijt, 1969; Терехин, 1972). Морфогенетические потенции собственно радикулярных структур у *Cassytha* утрачены, а из эмбриогенеза *Cuscuta* полностью элиминирована вся радикулярная область (Mirande, 1905; Haccius, Troll, 1961; Терехин, Никитичева, 1968).

Образование зачатка гаустория у *Cuscuta* из перицикла и другие особенности развития достаточно ясно указывают на происхождение этого органа из структур адвентивных корней (Мещеряков, 1954; наши наблюдения). Род *Cassytha* хорошо иллюстрирует переходные этапы в эволюции ксенопаразитизма кускутоидной формы.

Довольно очевидно также развитие паразитизма кускутоидной формы из лианных форм автотрофных покрытосеменных. Во влажных лесах о. Кунашир (Курильские острова) мы наблюдали герани, прикрепляющиеся к коре деревьев посредством многочисленных адвентивных корней, часто расположенных по всей длине стебля. Среди представителей сем. *Lauraceae* также встречаются лианные формы с развитой системой адвентивных корней (Kuijt, 1969). Отсюда один шаг к паразитизму кускутоидной формы.

Интересно, что *Cassytha* (например, *C. filiformis*) дает наглядный пример, подтверждающий необходимость существования диморфизма корневых структур как необходимого этапа в эволюционном становлении ксенопаразитизма. Как известно, радикула проростка *C. filiformis* утратила морфогенетические потенции, и адвентивные корни, развивающиеся из тканей гипокотиля, выполняют эфемерную функцию водно-минерального питания до перехода проростка к чужеядности. После установления контакта с растением-хозяином на основе преобразованных в гаустории адвентивных корней (развивающихся из тканей стебля) у *Cassytha* происходит переход к чужеядному питанию, а адвентивные корни, обеспечивающие в переходный период водно-минеральное питание, отмирают (Mirande, 1905).

К сожалению, вследствие слабой изученности родов *Cassytha* и *Cuscuta* мы не имеем еще достаточных материалов для сколько-нибудь полной иллюстрации процесса эволюционного становления кускутоидной формы ксенопаразитизма. Тем не менее уже сейчас можно наметить ее некоторые эволюционные тенденции. Весьма вероятно, что становление этой формы паразитизма проходило через следующие этапы автотрофного и чужеядного существования: лианы с аппаратом закрепления на живом субстрате, состоящем из системы адвентивных корней; диморфизм адвентивных корневых структур в первом периоде становления чужеядности (*Cassytha*); совершенствование эктопаразитизма оригинальной (кускутоидной) формы.

Основные тенденции в эволюции чужеядности у представителей кускутоидной формы паразитизма следующие: совершенствование эктопаразитного существования, развитие механизмов активного поиска питающего субстрата, онтогенетически все более ранний переход проростков к чужеядности, замещение фотоавтотрофного метаболизма гетеротрофным, возникновение механизмов, усиливающих взаимосвязи паразитов с растениями-хозяевами в периоды автономного существования и способствующих переживанию неблагоприятных для развития условий.

## Происхождение и эволюция чужеядности аллелопаразитных цветковых растений

В связи с тем, что паразитная природа сапрофитных и полусапрофитных растений установлена сравнительно недавно, представления о происхождении и эволюции чужеядности в типе аллелопаразитов еще далеко не полны.

Берджес (Burges, 1936) и Харли (Harley, 1959) предполагают, что микоризные формы грибов развивались в процессе эволюции из агрессивных паразитных форм путем прогрессирующего отбора нелетальных разновидностей. Этот вывод подтверждается как существованием переходных форм, так и различиями в жизнедеятельности некоторых изученных типов микориз. Так, Харли (1959), ссылаясь на данные ряда исследователей, отмечает, что невозможно заранее предсказать, какой характер (паразитный или симбиотический) приобретет сочетание той или иной расы гриба с орхидеей. В большинстве случаев микоризные расы грибов не являются постоянно микоризными или односторонне паразитическими; чаще всего характер взаимоотношений зависит от окружающих условий и растения-хозяина.

Интересные соображения о происхождении микотрофии были высказаны Шталем (Stahl, 1900) в связи с вопросом об усвоении при посредстве микориз минеральных веществ из почвы. По его мнению, на почвах, богатых перегноем, имеет место усиленная конкуренция между многочисленными микроорганизмами из-за минеральных веществ. Высшие растения, лишенные микориз, не всегда могут выдерживать конкуренцию с микроорганизмами и вследствие этого вынуждены переходить к микотрофному питанию. Переход микотрофов на бедные почвы в высокие широты — результат вторичного распространения растений, обогащенных микоризным аппаратом. Интересно в этой связи, что большинство видов микотрофных растений, по-видимому, может образовывать микоризы с несколькими видами грибов.

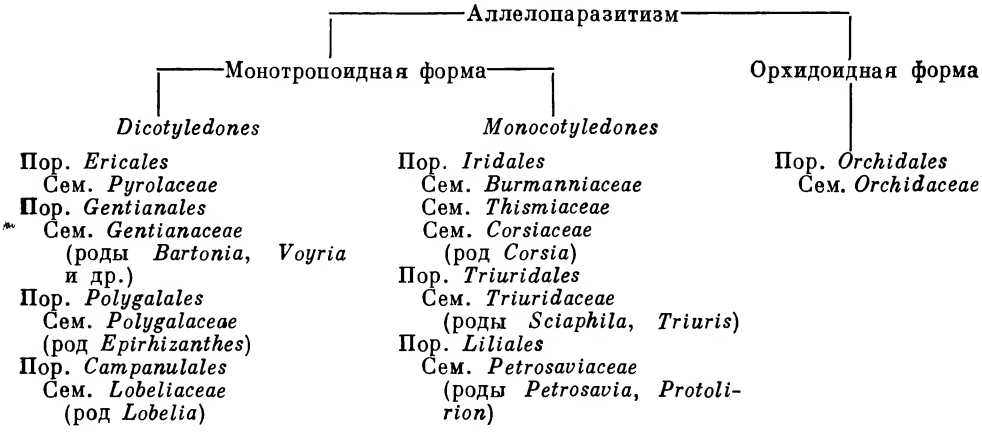
Как отмечает Харли (1959), любопытно также, что в любой корневой системе можно найти не один, а несколько типов микоризы. Вероятно, именно здесь находится «ключ» к решению вопроса, какие факторы способствовали эволюционному становлению эндотрофных и экто-эндотрофных типов микоризы, у которых складываются аллелопаразитные отношения между грибами и цветковыми растениями.

Общим и необходимым этапом эволюционного становления аллелопаразитных консорциев следует признать возникновение механизма фагоцитоза гиф микоризного гриба или их содержимого в клетках корне-

вых структур покрытосеменных растений. Для нас важно, однако, обсудить вопрос о происхождении таких особенностей микотрофии, которые обусловливают сходство и различия явлений чужеядности в разных таксонах аллелопаразитных цветковых растений.

Схема 4

Состав и классификация растений-аллелопаразитов по способам чужеядности




Несмотря на то что микотрофность не передается от поколения к поколению (не является циклической) и в каждой новой генерации спорофита высшего растения инфекция микоризного гриба происходит заново, между представителями первой (монотропоидной) и второй (орхидоидной) форм аллелопаразитизма (схема 4) наблюдаются поразительно стабильные различия в топографии инвазии гиф атакующего гриба. Так, у представителей монотропоидной формы аллелопаразитизма (*Pyrolaceae*, *Burmanniaceae*, паразитные *Gentianaceae* и др.) гриб внедряется в ткани базальной области проростка, развивающегося из корневого полюса зародыша. Можно предположить в связи с этим, что у представителей данной группы растений аллелопаразитизм развился из обычных типов микоризных образований предковых растений в результате эволюционного совершенствования гаусториальных тканей цветковых растений и смещения времени инвазии микоризного гриба на все более ранние стадии развития проростков.

Довольно пестрый состав семейств, представляющих эту форму аллелопаразитизма, и весьма значительные различия в уровнях специализации к паразитному существованию между представителями разных родов в одном и том же семействе (например между родами *Orthilia* и *Pyrola*, с одной стороны, и *Monotropa*, *Allotropa* и *Hypopitys* из этого же семейства *Pyrolaceae*, с другой) показывают, что эволюционное становление чужеядности в каждом семействе и роде происходило самостоятельно. В то же время поражает сходство в способах становления аллелопаразитного существования у представителей таких не связанных между собой близким родством семейств, как *Pyrolaceae*, *Burmanniaceae*, *Gentianaceae* и др. Это сходство приводит к мысли, что условия, вызвавшие переход к аллелопаразитизму представителей столь различных групп цветковых растений, были если не аналогичными, то очень близкими. Они, вероятно, неоднократно воссоздавались в разных местах и в разное время.

Вышеизложенное свидетельствует о том, что переход к аллелопаразитному существованию — процесс, вполне закономерный, следующий не только из свойств тех или других таксонов цветковых растений и их микоризных грибов, но определяющийся и конкретными условиями, в которых происходили становление и эволюция микотрофного существования разных групп цветковых растений.

Пока еще мало известно об особенностях метаболизма микоризных консорциев. Любопытно, однако, что аллелопаразитные представители

сем. *Pyrolaceae* (*Pyrola*, *Orthilia*, *Chimaphila*), имеющие наименее специализированный к чужеядности онтогенез — это в основном растения с хорошо развитым хлорофиллоносным аппаратом. Можно поэтому предполагать, что и здесь переход к чужеядности прежде всего происходил на основе тенденции к стабилизации водно-минерального питания, становление же гетеротрофного типа метаболизма являлось следствием, а не причиной чужеядного способа питания.

Эта точка зрения подкрепляется и наблюдениями над наименее специализированными представителями сем. *Orchidaceae* (орхидоидная форма аллелопаразитизма). Известно, что *Bletilla* и *Sobralia* в определенных условиях способны к фотоавтотрофному существованию и имеют хорошо развитый аппарат фотосинтеза (Burgeff, 1932, и др.).

В семействе *Orchidaceae* принципиально иной путь формирования аллелопаразитных консорциев: гифы микоризного гриба внедряются первоначально в клетки базальной (корневой) области зародыша. Дальнейший процесс развития может происходить только за счет терминального полюса зародыша, после внедрения гиф гриба и на основе его энергетических ресурсов.

Существование развитых растений у высокоспециализированных форм обеспечивается исключительно деятельностью гаусториальных тканей (*Corallorhiza*, *Epipogium* и др.).

Для менее специализированных форм обязательна вторичная в течение онтогенеза инвазия гиф гриба в гаусториальные ткани специализированных адвентивных корней (*Thunia* и др.).

Хотя многие особенности развития аллелопаразитных орхидных не выяснены, они представляют перспективную область исследований. Можно также утверждать, что у этих растений аллелопаразитизм возникал гетерохронно и политопно. Этот вывод основывается на весьма значительных различиях в уровнях специализации аллелопаразитизма у разных представителей семейства.

Эволюция чужеядности в группе растений-аллелопаразитов идет в следующих основных направлениях: все большее приспособление гаусториальных тканей к потребностям аллелопаразитного существования; совершенствование способов и механизмов фагоцитоза гиф микоризных грибов; онтогенетически все более ранний переход спорофита к чужеядному существованию, общая адаптивная перестройка хода онтогенеза (Терехин, 1965, 1973, 1975, и др.).

## Заключение

Паразитизм покрытосеменных растений в общебиологическом плане может служить одним из многих примеров смены экологических ниш, происходящей за счет изменения характера взаимоотношений между биотическими компонентами биоценоза.

Существование специфического комплекса условий, приводящих к эволюционному становлению чужеядности, — основной фактор, ограничивающий «массовость» переходов цветковых растений к паразитному существованию.

Гетерохронность и политопность процессов эволюционного становления ксено- и аллелопаразитизма цветковых растений свидетельствуют о существовании постоянного давления естественного отбора в биоценозах разных типов: это давление приводит к неизбежным «попыткам» освоения новых экологических ниш (становлению чужеядности), если имеются благоприятные для этого экологические ситуации.

Эволюционный переход цветковых растений к чужеядному существованию происходит на основе фотоавтотрофного типа метаболизма и соответствующей структурной организации, вероятно, в результате конкуренции за водно-минеральное питание. Этот переход представляет собой прежде всего смену пищевого субстрата при сохранении основного ассортимента потребляемых веществ.

Гетеротрофный тип метаболизма не является, по-видимому, фактором, способствующим переходу фотоавтотрофных растений к чужеядности. Это — неизбежный вторичный результат эволюционного совершенствования взаимоотношений растений-паразитов и растений-хозяев.

Направления эволюции чужеядности цветковых растений определяются формами паразитизма (т. е. тем или иным способом чужеядности и способом перехода растений к ней в процессе онтогенетического развития), которые в свою очередь определяются исходными условиями ее эволюционного становления.

Для представителей всех типов и форм паразитизма цветковых растений характерны два общих направления в его эволюции: онтогенетически все более ранний переход спорофита к чужеядности и все большее сближение характера метаболических процессов растений-паразитов и растений-хозяев.

## ЛИТЕРАТУРА


Бейлин И. Г. (1948). Эволюция паразитизма у цветковых растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., 53, 3 : 55—65.— Березнеговская Л. Н. (1963). К вопросу об эволюции паразитизма у цветковых растений. Ж. общ. биол., 24, 3 : 194—201.— Имс А. Дж., Л. Г. Мак Даниельс. (1935). Введение в анатомию растений.— Каменский Ф. М. (1883). Материалы для морфологии и биологии *Monotropa hypopitys* L. и некоторых других сапрофитов.— (Костычев С. П.) Kostytcshew S. (1924). Untersuchungen über die Erhährung der grünen Halbschmarotzer. Beih. Bot. Centralbl., 40 : 351—373.— Костычев С. П. (1937). Физиология растений, т. 1.— Костычев С., Е. Цветкова. (1921). О питании зеленых паразитов (*Rhinanthaceae*). Ж. Русск. бот. общ., 5, 21 : 21—44.— Купревич В. Ф. (1952). О физиологической роли микоризы. Тр. комплексной научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения, 2, 2 : 39—46.— Мещеряков А. А. (1954). Повилики — бич сельского хозяйства Туркменистана.— Рахимов У. Х. (1965). Эволюция паразитизма у заразиховых в связи с влиянием «необычных» хозяев на заразиху и некоторые меры борьбы с ней. Автореф. канд. дисс. Самарканд.— Терехин Э. С. (1962). Влияние некоторых экологических факторов на развитие эмбриональных структур *Pyroleae—Monotropeae*. Бот. ж., 47, 4 : 571—577.— Терехин Э. С. (1965). О терминах «сапрофит», «полусапрофит» и «полупаразит» (в связи с характером биотических отношений некоторых покрытосеменных растений). Бот. ж., 50, 1 : 60—70.— Терехин Э. С. (1968а). К проблеме редукции зародыша паразитных покрытосеменных. В кн.: Морфология высших растений, М. : 37—48.— Терехин Э. С. (1968б). Метаморфоз в онтогенезе покрытосеменных растений-паразитов. ДАН СССР, 178, 4 : 957—959.— Терехин Э. С. (1972). О возможности использования понятия «поведение» в изучении эволюции растений. Бот. ж., 57, 1 : 75—89.— Терехин Э. С. (1973). Закономерности эволюционных преобразований эмбриональных и репродуктивных структур паразитных покрытосеменных. Автореф. докт. дисс. Л.— Терехин Э. С. (1975). О способах, направлениях и эволюционном значении редукции биологических структур. Бот. ж., 60, 10 : 1401—1412.— Терехин Э. С., З. И. Никитичева. (1968). Постсеменное развитие паразитных *Angiospermae*. I. Метаморфоз. Бот. ж., 53, 1 : 39—57.— Atsatt P. R. (1973). Parasitic flowering plants: how did they evolve? Amer. Naturalist, 107, 956 : 502—510.— Bernard N. (1899). Sur la germination du *Neottia nidus-avis*. Compt. rend. Acad. Sci., 128 : 1253—1255.— Bernard N. (1909). L'evolution dans la symbiose les Orchidées et leurs champignous commansaux. Ann. Sci. natur., Bot., ser. 9 : 1—196.— Björkmann E. (1956). Über die Natur der Mykorrhizabildung unter besonderer Berücksichtigung der Waldbaume und Anwendung in der forstilichen Praxis. Forstwissenshaft. Centralb., 9/10 (75) : 257—512.— Björkmann E. (1960). *Monotropa hypopitys* L., an epiparasite on tree roots. Physiologia Plantarum, 13 : 308—327.— Burgeff H. (1932). Saprophytismus and Symbiose.— Burgeff H. (1936). Samenkeimung der Orchideen und Entwicklung ihrer Keimpflanzen.— Burgeff H. (1943). Problematik der Mycorrhiza. Naturwissenschaften, 31, 47/48 : 558—567.— Burgeff H. (1959). Mycorrhiza of Orchids. In: The Orchids. A scientfic survey : 361—395.— Burges A. (1936). On the significance of Mycorrhiza. New Phytologist, 35, 2 : 117—131.— Canthlon J. E., E. J. C. Curtis, W. M. Malcolm. (1963). Studies of *Melampyrum lineare*. Ecology, 44 : 466—474.— Cézard K. (1974). Orobanchacées: le jeune tubercule d'*Orobanche rapum-genistae* Thuill. Son interét lors de l'étude de la biologie des Orobanches. Bull. Acad. Soc. lorraines Sci., 13, 4 : 285—307.— Christoph H. (1921). Untersuchungen über die mycotrophen Verhältnisse der «Ericales» und die keimung von Pirolaceen. Beih. Bot. Centralbl., 38, I Abt., : 115—157.— Chuang T. J., L. R. Heckard. (1971). Observation on root-parasitism in *Cordylanthus* (*Scrophulariaceae*). Amer. J. Bot., 58, 3 : 218—228.— Curtis E. J. C., J. E. Canthlon. (1965). Studies of the germination process in *Melampyrum lineare*. Amer. J. Bot., 52, 3 : 552—555.— Govier R. N., J. L. Harper. (1965). Hemiparasitic weeds. 7th Brit. weed Contr. Conf. : 577—582.— Govier R. N., M. D. Nel-

son, J. S. Pate. (1967). Hemiparasitic nutrition in Angiosperms. I. The transfer of organic compounds from host to *Odontites verna* (Bell.) Dum. (*Scrophulariaceae*). New Phytologist, 66, 21 : 285—297.— Haccius B., W. Troll. (1961). Ueber die sogennanten Wurzelhaare an den Keimpflanzen von Drosera und Cuscuta—Arten. Beitr. Biol. Pflanzen, 36, H. 1 : 139—157.— Hambler D. (1958). Some taxonomic investigations on the genus *Rhinanthus*. Watsonia, 4, 3 : 101—116.— Harley J. L. (1959) The Biology of Mycorrhiza.— Hartel O. (1956). Der Wasserhaushalt der Parasiten. In: Handbuch Pflanzenphysiologie, 3 : 951—960.— Hartel O. (1959). Der Erwerb von Wasser und Mineralstoffen bei Hemiparasiten. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie, 11 : 33—45.— Heckard L. R. (1962). Root parasitism in *Castilleja*. Bot. Gaz., 124 : 21—29.— Heinricher E. (1917). Zur Physiologie der schmarotzenden Rhinantheen, besonders des Halbparasiten. Naturwissenschaften, 5 : 113—119.— Kamerling Z. (1914). Ueber die Wachsthumsweise und über den Dimorphismus der Blätter von *Struthanthus flexicaulis* Mart. Rec. Trav. Bot. Neerl., 11 : 342—352.— Kern H. (1959). Symbiose und Parasitismus. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie, 11 : 425—479.— Kuijt J. (1960). Morphological aspects of parasitism in the dwarf mistletoes (*Arceuthobium*). Univ. Calif. Publ. Bot., 30 : 337—436.— Kuijt J. (1969). The Biology of Parasitic Flowering Plants.— Lihnell D. (1942). Keimungsversuche mit Pyrolasamen. Symbolae Botanicae Upsalienis, VI, 3 : 1—37.— Lück R. (1940). Zur Biologie der heimischen *Pyrola*-Arten. Schriften Physik—Ökonom. Gesellschaft, 71, 2 : 300—334.— Lück R. (1941). Zur Keimung der heimischen *Pyrola*-Arten. Flora, 35, 1 : 1—5.— Mac Dougal D. T. (1910). Xeno-parasitism the experimental induction of dependent nutrition. In: D. T. Mac Dougal, W. A. Cannon. The conditions of parasitism in plants.— Mac Dougal D. T. (1911). An attemped analysis of parasitism. Bot. Gaz., 52 : 249—260.— Mac Dougal D. T. (1917). The beginnings and physical basis of parasitism. Plant World, 20, 8 : 238—244.— Malcolm W. M. (1962). Cultura of *Castilleja coccinea*, a root parasitic flowering plant. Mich., Bot., 1 : 77—79.— Malcolm W. M. (1966). Root parasitism of *Castilleja coccinea*. Ecology, 47 : 179—186.— Miranda M. (1905). Recherches sur le développement et l'anatomie des Cassythacées. Ann. Sci. Natur., Ser. 9. Bot.: 181—285.— Musselman L. J., W. C. Dickison. (1975). The structure and development of the haustorium in parasitic *Scrophulariaceae*. Bot. Linn. Soc., 70, 3 : 183—212.— Nwoke F. I. O., S. N. C. Okonkwo. (1974). Facultative Hemi-parasitism in *Buchnera hispida* Buch.-Ham. ex D. Don. Ann. Bot., 38, 158 : 993—1002.— Pee-Laby M. E. (1904). La passiflore parasite sur les racines du Fusain. Rev. Gen. Bot., 16 : 453—457.— Peirce C. J. (1905). The dissemination and germination of Arceuthobium occidentale Engl. Ann. Bot., 19, 73 : 99—111.— Piehl M. A. (1963). Mode of attachment haustorium structure and hosts of *Pedicularis canadensis*. Amer. J. Bot., 50 : 978—985.— Piehl M. A. (1965). The natural history and taxonomy of Comandra (Santalaceae). Mem. Torrey Bot. Club, 22 : 1—97.— Schaede R. (1948, 1962). Die pflanzenlichen Symbiosen. Aufb. 1, 2.— Schmucker Th. (1959a). Saprophytismus bei Kormophyten. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie, 11 : 386—428.— Schmucker Th. (1959б). Höhere Parasiten. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie, 11 : 488—517.— Seeger R. (1910). Versuche über die Assimilation von *Euphrasia* (sens. lat.) und über die Transpiration der Rhinantheen. Sitzungberichte Kaiserl Acad. Wissenschaften. Wien, Math. Naturw. Klasse, 119 (1) : 987—1004.— Spraque E. E. (1962). Parasitism in *Pedicularis*. Madroño, 16 : 192—200.— Stahl E. (1900). Der Sinn der Mycorrhizenbildung. Jahrb. f. wiss. Bot., 34, 4 : 540—668.— Yeo P. F. (1964). The growth of *Euphrasia* in cultivation. Watsonia, 6 : 1—24.— Vermeulen P. (1947). Studies of *Dactylorchids*.— Winter A. G. (1961). New physiological and biological aspects in interrelationships between higher plants. Soc. Exper. Biol. Symp., 15 : 229—244.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 7 V 1976.

## SUMMARY

The parasitism of flowering plants is one of the examples of ecological niche change, which takes place as the result of alteration of interrelations between the biotic components of biocoenosis. The evolutional transition of flowering plants to parasitism develops on the basis of photoautotrophic type of metabolism and structural organization. Heterotrophy is the secondary result of evolutional perfectioning of interrelations in the system «host-parasite».

The directions of evolution of flowering plants' parasitism are determinated by the character of interrelations between partners in parasitic symbiosis during the period of parasitic nutrition stabilization.

For the representatives of all the types and forms of angiosperm parasitism two common evolutional tendencies are typical. They are the more and more earlier transition of parasitic plants' sporophyte to parasitism and progressive similization of the character of metabolic processes in plants-parasites and plants-hosts.

УДК 58.036 : 581.132 [581.44+581.45]581.526.53 (575)

**В. Л. Вознесенский, Р. М. Рейнус**

# ТЕМПЕРАТУРА АССИМИЛИРУЮЩИХ ОРГАНОВ ПУСТЫННЫХ РАСТЕНИЙ

V. L. VOZNESENSKY, R. M. REINUS. THE TEMPERATURE OF ASSIMILATING ORGANS OF DESERT PLANTS

Изучена температура ассимилирующих органов у 19 пустынных видов Юго-Восточных Каракумов в районе заповедника Репетек. В дневное время их температура зависит от интенсивности солнечной радиации и транспирации. Она следует (с некоторым отставанием) за температурой воздуха и может изменяться в пределах 4—43°. Максимальная разница между температурами воздуха и частей растения достигает 5—8°. Коэффициент поглощения солнечной радиации ассимилирующих органов пустынных растений, оцененный по этой разнице температур и интенсивности транспирации, составляет около 0.3 и, следовательно, в 1.5—2 раза меньше, чем у растений умеренной зоны.

Температура является одним из факторов, определяющих жизнедеятельность растений. Необходимость изучения их теплового режима, складывающегося в основном из поглощения солнечной радиации, теплообмена с окружающей средой и затрат на испарение воды при транспирации, подчеркивается во многих работах (Тимирязев, 1948; Максимов, 1952; Raschke, 1956; Lange, 1965; Гейтс, 1967; Larcher, 1975). Особенно большой интерес представляет изучение температуры растений в условиях Арктики, высокогорий и жарких пустынь. Исследование температуры органов растений и ее изменений в течение суток и вегетационного сезона может оказать значительную помощь в познании и стимулировании процессов накопления биомассы, роста и развития, цветения и плодоношения.

Температура листьев зависит от ряда физических и физиологических процессов, происходящих в окружающей растение атмосфере и в самом листе, — интенсивности солнечной радиации, степени ее поглощения листом, силы ветра, температуры воздуха, интенсивности транспирации, состояния водного режима, степени открытия устьиц и т. д. Вместе с тем температура сама определяет интенсивность ряда физиологических и метаболитических процессов, осуществляющихся в ассимилирующем листе и целом растении, — фотосинтеза, дыхания, транспирации, темновых реакций метаболизма и т. д. Представляет интерес выяснение области температур, при которых различные органы растений осуществляют свои функции в естественных условиях. Эти данные особенно важны в связи с проблемой их терморезистентности, а также для выяснения биологических механизмов, которые способствуют сохранению у них нормальной для них температуры.

О температуре ассимилирующих органов растений аридной зоны, обитающих в условиях высокой температуры, в литературе имеются сведения, недостаточные для широких обобщений. В первых исследованиях (Seybold, 1929; Harder, 1930) было показано, что температура ассимилирующих органов у ряда растений египетских и алжирских пустынь днем обычно выше температуры воздуха на 1—2°, а наибольшие превышения достигают 8°. Однако часто температура листьев бывает и ниже темпера-

туры воздуха. Ланге (Lange, 1959) исследовал температурный режим и теплоустойчивость у эдификаторов мавританской пустыни. Он установил, что растения разделяются на 2 группы. У одних температура листьев ниже, у других — выше температуры окружающего воздуха. Представители первой группы имеют мезоморфные листья, которые в результате усиленной транспирации охлаждаются (разница между температурой воздуха и листьев достигает 15°). Для второй группы характерны жесткие склероморфные листья и небольшая транспирация. Их листья нагреваются сильнее, чем окружающий воздух (максимальное превышение 13°). При отделении листьев от растений (сокращении транспирации) их температура значительно повышается и может превысить температуру воздуха на 25°. Примечательно, что эти характеристики листьев полностью соответствуют степени их теплоустойчивости.

Глубокие экспериментальные и теоретические исследования температурного режима растений в Северной Америке проводятся Гейтсом (Гейтс, 1967; Gates, 1968а, б). Он обнаружил, что в зависимости от освещенности, транспирации и конвекции температура листьев обычно отличается от температуры воздуха максимально на $\pm 5°$. У опунции же температура стеблей может быть выше, чем у воздуха, на 10—16 и достигать 50°. Максимальное превышение, которое отметил автор, составляло 22°.

Первые измерения температуры пустынных растений Каракумов принадлежат А. П. Соколовской (1933). По полученным ею данным под воздействием прямых солнечных лучей температура побегов *Haloxylon aphyllum*, *Salsola subaphylla* и каперцов становилась на 0.1—6° выше температуры воздуха. Температура растений, находящихся в тени, была в среднем на 3° ниже, чем воздуха. В последующие годы (Язкулыев, 1964) было показано, что у *Aristida karelinii* температура листовой пластинки всегда ниже, чем у окружающего воздуха, причем с увеличением температуры воздуха эта разность возрастает и при 38—39 достигает 2.7°. Данные о температурном режиме растений аридной зоны Таджикистана приведены Л. Г. Брегетовой и А. И. Поповой (1963). Авторы отмечают, что летом температура листьев изменяется от 8 до 45°. У листьев хлопчатника, кукурузы, томатов и дикорастущего мезотермного вида *Pospalum digitaria* температура в разное время дня была ниже температуры воздуха на 5—7°. Однако у листьев винограда она днем обычно превышала температуру воздуха максимально на 10°. Наметилась прямая связь жаростойкости растений с их возможностями повышать (виноград) или понижать (например, томаты) свою температуру днем на солнце. Данные о температуре растений различных климатических зон имеются еще в ряде работ.

Важно отметить, что большая роль в регулировании температуры растений в небольших пределах отводится процессу транспирации (Glum, 1926; Тимирязев, 1948; Максимов, 1952). Гейтс (1967) подсчитал, что испарение всего 0.5 мг воды с 1 см$^2$ поверхности листа в 1 мин. (3 г/дм$^2$·час) понижает температуру листа на 15°. Л. А. Иванов и А. Ф. Клешнин с сотрудниками (Иванов, Силина, 1955; Клешнин и др., 1955) на основании работ многих предшественников выявили математическую связь между разностью температур листьев и воздуха, транспирацией и радиацией.

Возможность измерять температуру листьев (вернее их поверхности) в природной обстановке с достаточной точностью появилась только к 30-м годам в связи с широким распространением метода термопар. Этот метод до сих пор остается наиболее точным, хотя сейчас серийно изготовляются более удобные мостовые приборы с термосопротивлениями (Карманов, 1956; Perrier, 1971) и появились новейшие дистанционные измерители температуры тел по их инфракрасному излучению (Perrier, 1971). Тщательное исследование условий измерения температуры листьев двумя первыми методами (Сирвидас, 1959; Perrier, 1971) показало, что в зависимости от способа установления контакта датчика температуры с листом растения и учета теплопроводности листьев погрешность оценки температуры

## ТАБЛИЦА 1

**Средние величины разности температур ассимиллирующих органов растений и окружающего воздуха**

| Температура воздуха, С° | Часы суток | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 6 | 9 | 12 | 15 | 18 | 20 | 6 | 9 | 12 | 15 | 18 | 20 |
| | *Haloxylon aphyllum* | | | | | | *Haloxylon persicum* | | | | | |
| 24 | 0.8 | —0.2 | —0.2 | —0.1 | —0.1 | | 0.9 | 0.1 | —0.2 | —0.1 | —0.2 | |
| 28 | 0.5 | 0.4 | 0.1 | —0.1 | 0.1 | | —0.4 | 0.2 | 0.0 | —0.1 | 0.2 | |
| 32 | 0.4 | —0.4 | — | —0.8 | —0.3 | | — | 0.0 | 0.1 | —0.4 | —0.1 | |
| 36 | —0.2 | —0.5 | —0.9 | —0.5 | —0.6 | | —0.2 | —0.3 | —1.2 | —0.7 | —0.6 | |
| 40 | — | —1.0 | —0.5 | —0.6 | —2.0 | | — | —0.8 | —0.7 | —1.4 | — | |
| 44 | — | — | —2.0 | —1.7 | — | | — | — | —2.0 | —1.7 | — | |
| | *Ammodendron conollyi* | | | | | | *Populus pruinosa* | | | | | |
| 20 | 0.2 | 0.3 | —0.3 | —0.5 | — | | —1.0 | —0.3 | 1.0 | —1.1 | — | |
| 24 | 0.4 | — | — | — | — | | — | — | —1.1 | —0.9 | 0.4 | |
| 28 | — | 0.5 | —0.6 | —0.1 | —0.4 | | — | — | — | —0.5 | — | |
| 32 | — | —0.4 | —1.0 | —0.7 | 0.2 | | — | —2.8 | — | — | — | |
| 36 | — | —0.2 | —0.6 | —1.8 | —0.2 | | — | —2.0 | —2.8 | — | —1.0 | |
| 40 | — | — | —1.0 | —1.0 | — | | — | — | —2.5 | —2.5 | —1.5 | |
| | *Salsola richteri* | | | | | | *Ephedra strobilacea* | | | | | |
| 24 | 0.0 | —0.7 | — | 0.4 | — | | — | —0.2 | 0.1 | 0.0 | 0.1 | |
| 28 | — | —0.9 | —0.1 | —0.8 | — | | 0.1 | — | 0.2 | —0.3 | — | |
| 32 | — | —0.4 | — | — | —0.1 | | — | 0.1 | — | — | —0.2 | |
| 36 | — | —0.5 | —0.3 | —0.3 | —0.2 | | — | —0.2 | — | —0.3 | —0.4 | |
| 40 | — | — | —1.6 | —1.8 | —1.4 | | — | — | —0.2 | —0.2 | — | |
| | *Calligonum caput-medusae* | | | | | | *Astragalus paucijugus* | | | | | |
| 20 | 0.2 | — | 0.2 | 0.1 | — | | —1.2 | — | — | —0.9 | — | |
| 24 | 1.4 | 0.6 | — | —0.1 | — | | —1.5 | —1.3 | —0.4 | — | — | |
| 28 | — | 0.6 | 0.3 | — | —0 4 | | — | —1.0 | — | — | —2.4 | |
| 32 | — | 0.0 | — | 0.0 | —0.1 | | — | —2.8 | —5.0 | —2.6 | —0.3 | |
| 36 | — | —0.4 | —1.2 | —0.6 | —0.3 | | — | —1.3 | —2.8 | —0.8 | — | |
| 40 | — | —0.4 | —0.8 | —1.2 | — | | — | — | —2.4 | —2.6 | —1.6 | |
| | *Smirnowia turkestana* | | | | | | *Alhagi camelorum* | | | | | |
| 20 | —1.0 | —2.1 | —0.7 | —0.8 | — | | —0.4 | —0.6 | — | — | — | |
| 24 | —1.9 | — | — | — | —1.1 | | —0.6 | — | —1.0 | —0.4 | — | |
| 28 | — | —3.5 | —2.0 | —2.4 | — | | — | — | — | —1.4 | — | |
| 32 | — | —3.7 | — | — | —0.7 | | — | —0.7 | — | — | — | |
| 36 | — | —4.0 | —2.4 | —1.1 | —0.7 | | — | — | — | — | — | |
| 40 | — | — | —2.9 | —2.1 | — | | — | — | —1.4 | —1.4 | —1.7 | |
| | *Aristida karelinii* | | | | | | *Horaninovia ulicina* | | | | | |
| 20 | 0.1 | 0.1 | — | —0.2 | — | | — | 0.8 | — | — | — | |
| 24 | —0.8 | 0.7 | —0.3 | —0.3 | — | | 0.5 | —0.4 | — | — | — | |
| 28 | 0.3 | —0.6 | —0.3 | —0.5 | —0.7 | | 0.6 | 0.0 | — | 0.2 | 0.2 | |
| 32 | — | —0.7 | —1.4 | —1.5 | —0.3 | | — | —1.2 | —1.4 | —1.3 | —0.4 | |
| 36 | — | —0.3 | —0.8 | —1.7 | —0.9 | | — | — | — | —1.1 | — | |
| | *Heliotropium arguzioides* | | | | | | *Jurinea derderioides* | | | | | |
| 24 | —1.9 | —0.6 | — | — | — | | —2.0 | —2.2 | —1.0 | — | — | |
| 28 | — | —2.3 | —1.1 | —0.8 | —2.3 | | — | — | —3.8 | —4.8 | —1.5 | |
| 32 | — | —3.5 | —2.9 | —3.1 | —0.6 | | — | —2.7 | —6.2 | —5.3 | — | |
| 36 | — | 1.4 | —2.8 | —1.8 | —1.7 | | — | — | — | — | — | |
| 40 | — | — | — | — | — | | — | — | —3.3 | —6.2 | —1.4 | |

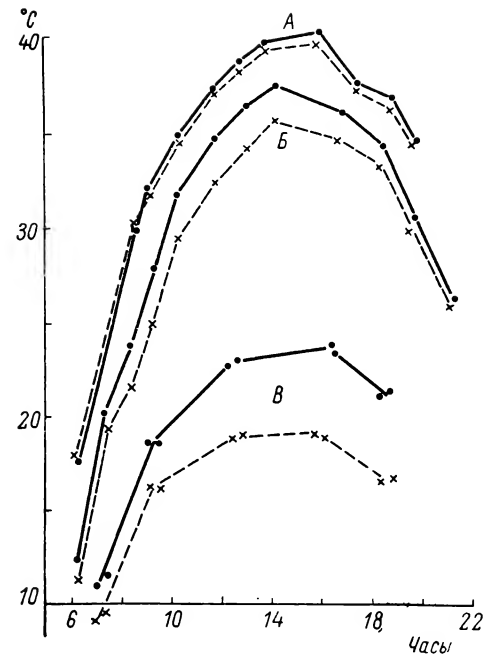
ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

| Температура воздуха, С° | Часы суток | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 6 | 9 | 12 | 15 | 18 | 20 | 6 | 9 | 12 | 15 | 18 | 20 |
| | *Rheum turkestanicum* | | | | | | *Senecio subdentatus* | | | | | |
| 20 | —1.7 | —2.3 | — | — | —4.3 | | —1.3 | —1.7 | —1.5 | — | — | |
| 24 | — | — | —3.1 | —4.4 | — | | — | — | — | — | —1.0 | |
| 28 | — | —4.0 | — | —2.4 | — | | — | — | —2.6 | —2.4 | — | |
| 32 | — | — | — | — | —4.2 | | — | —2.5 | — | — | —0.8 | |
| 36 | — | — | —6.0 | —8.0 | — | | — | — | —2.2 | —2.5 | —1.7 | |
| | *Ferula litwinowiana* | | | | | | *Carex physodes* | | | | | |
| 20 | — | — | —1.6 | —1.2 | —0.2 | | — | 0.0 | —0.5 | —0.5 | 0.0 | |
| 24 | — | —2.4 | —0.6 | —0.4 | —0.4 | | — | — | — | —0.9 | —0.2 | |
| 28 | — | — | —0.6 | —0.3 | —0.5 | | — | — | —0.7 | —0.4 | —0.4 | |

листьев по сравнению с температурой тел с хорошей теплопроводностью может быть около 10°. Вследствие этого большинство результатов измерений, имеющихся в литературе, отражает только локальную температуру поверхности листьев и являются относительными.

В своей работе мы (как и большинство современных исследователей) для измерения температуры ассимилирующих органов использовали термисторы — микроэлектротермометр с термосопротивлениями (конструкции Агрофизического института Всесоюзной Академии сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина). Измерения температуры проводились путем прикладывания датчика к поверхности ассимилирующего органа, без прокалывания эпидермы. Для того чтобы избежать нагрева датчика прямыми солнечными лучами, он затенялся. Одновременно около листа измерялась температура воздуха. Измерения температуры ассимилирующих органов проводили у 19 эдификаторов Юго-Восточных Каракумов в районе заповедника Репетек на протяжении 6 лет в период вегетации в течение всего светлого времени дня. Некоторые результаты этого исследования уже опубликованы (Рейнус, 1972). В настоящей работе все полученные данные после предварительной обработки результатов вычислений разницы температур ассимилирующих органов и воздуха были распределены по интервалам времени суток и температуры окружающего воздуха. В табл. 1 приведены средние величины (для 3—12 определений) разности температур ассимилирующих органов растений и окружающего воздуха за весь вегетационный сезон, собранные в течение 6 лет. Знак минус означает, что температура листа меньше температуры воздуха. Подчеркнуты цифры, характеризующие максимальное охлаждение листьев каждого вида. В целях упрощения и сокращения табличного материала нами не приведены результаты измерений при относительно низких утренних температурах воздуха и не сделана разбивка данных по сезонам года. Однако в дальнейшем эти данные будут обсуждены.

Результаты измерений температуры ассимилирующих органов растений Юго-Восточных Каракумов показывают, что в течение дня она испытывает значительные колебания. Так, весной и летом она изменяется от 8—14 до 35—39°. Осенью температура ассимилирующих органов находится в пределах 4—30°. В самый жаркий период лета она достигает 40—43°. Для всех исследуемых растений характерен следующий дневной ход температуры ассимилирующих органов: минимум наблюдается рано утром (от 6 до 8 час.), затем происходит возрастание температуры, ее максимум достигается в дневные часы, к вечеру температура начинает постепенно снижаться. Кривые, отражающие типичный ход температуры




Дневные изменения температуры ассимилирующих органов и воздуха.

*А — Haloxylon aphyllum* (28 V 1970), *Б — Smirnowia turkestana* (6 VI 1970), *В — Rheum turkestanicum* (5 V 1967). *Штриховые линии* — температура листьев или побегов, *сплошные линии* — температура воздуха. *По оси абсцисс* — время суток, *по оси ординат* — температура.

ассимилирующих листьев (побегов) растений Каракумов, изображены на рисунке. В литературе имеются подобные данные (Lange, 1959, 1965). Характерно, что температура листа в основном следует за температурой воздуха, в большинстве случаев мало отличаясь от нее. Однако если каким-либо искусственным способом прервать или ослабить транспирацию, то сразу наблюдается значительное повышение (максимально на 20—25°) температуры листьев (Glum, 1926; Соколовская, 1933; Lange, 1959; Клешнин, Шульгин, 1960; Гейтс, 1967; Stoutjesdijk, 1970), обусловленное поглощением солнечной радиации. Такой же перегрев наблюдается у суккулентов, у которых днем устьица закрыты и транспирация отсутствует (Гейтс, 1967).

Ход кривых, представленных на рисунке, и данные табл. 1 показывают, что хотя растения и тормозят повышение своей температуры за счет процесса транспирации, но все же не могут поддерживать ее на оптимальном для себя уровне. Так, при повышении температуры воздуха на 15—20° температура листьев по отношению к ней снижается всего на 1—3° и только у некоторых видов растений на 6—8°. По-видимому, в данном случае транспирация способствует только тому, что температура листьев не достигает уровня повреждающей.

По характеру дневных изменений разницы температур ассимилирующих органов и окружающего их воздуха (табл. 1) исследованные виды можно разделить на две группы: 1) растения, характеризующиеся небольшими различиями температуры ассимилирующих органов и воздуха (в пределах ±1—2°) и некоторым их перегревом относительно воздуха по утрам; 2) растения, у которых температура листьев всегда ниже, чем воздуха (в среднем на 4°).

В первую группу входят в основном длительновегетирующие древесно-кустарниковые виды: *Haloxylon aphyllum*, *H. persicum*, *Ammodendron conollyi*, *Calligonum caput-medusae*, *Ephedra strobilacea*, *Salsola richteri* и травянистый однолетник *Horaninovia ulicina*. У этих растений с восходом солнца в первую половину дня и даже целый день (если температура воздуха не превышает 20—25°) температура ассимилирующих органов обычно выше, чем у окружающего воздуха (максимально на 1.6°). С увеличением интенсивности солнечной радиации и возрастанием температуры воздуха (выше 25°) температура их ассимилирующих органов, как правило, становится ниже, чем воздуха. Наибольшая разница температуры наблюдается в дневные часы, что совпадает с самым жарким периодом дня (36—44°). Эти величины у разных растений колеблются в пределах 0.4—2.1°.

Ко второй группе растений относятся виды преимущественно с более коротким периодом активной вегетации, с хорошо развитой листовой пластинкой и интенсивно транспирирующие: кустарник *Astragalus paucijugus* и полукустарник *Smirnowia turkestana*, сбрасывающие основные

листья перед наступлением жаркого и сухого летнего периода; травянистые многолетники: *Heliotropium arguzioides*, *Jurinea derderioides*, *Alhagi camelorum*; эфемероиды: *Carex physodes*, *Ferula litwinowiana*, *Rheum turkestanicum*, *Eminium lehmannii*; эфемер *Senecio subdentatus* и интродуцированное дерево *Populus pruinosa*. У всех этих видов температура ассимилирующих органов всегда ниже температуры воздуха. Характерно, что у большинства растений, развивающихся ранней весной при сравнительно невысоких температурах, охлаждение листьев относительно температуры воздуха также небольшое, максимальное у *Eminium lehmannii* (до 4.2°). У других видов из этой группы наибольшая величина охлаждения достигается при температурах воздуха 32—40 и составляет более 3°. Максимальные разницы отмечены у *Jurinea derderioides* — 6.2 и *Rheum turkestanicum* — 8.1°.

В осенние месяцы, когда температура воздуха ниже, у всех изученных растений разность температур между ассимилирующими органами и воздухом в отличие от летних месяцев очень незначительна. Например, у саксаулов эта разница на протяжении дня осенью колеблется в пределах от 1.0 до —0.4, а у гелиотропа — от —0.5 до —1.0°.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о том, что температура ассимилирующих органов большинства растений Каракумов всегда ниже температуры воздуха. Только у афильных видов и у растений с сильно редуцированными листьями, которые вегетируют на протяжении всего теплого времени года, в утренние часы и реже в полдень при нежаркой погоде температура ассимилирующих органов несколько выше температуры воздуха. По-видимому, у них выработалась повышенная теплоустойчивость и при температурах примерно до 32° они не затрачивают энергии на повышение транспирации для своего охлаждения. Такой температурный режим всех пустынных растений Каракумов обусловливается вполне благоприятным их водоснабжением на протяжении почти всего вегетационного сезона, несмотря на минимум осадков и сухость воздуха. В весеннее время, когда развиваются эфемеры и эфемероиды, в толще песка еще сохраняется достаточный запас влаги, а у древесно-кустарниковых видов, вегетирующих все теплое время года, корни достигают горизонта грунтовых вод и снабжаются также водой из промежуточного слоя песка с повышенной конденсационной влажностью. Все это позволяет пустынным растениям Юго-Восточных Каракумов осуществлять достаточно эффективную транспирацию, за счет которой и охлаждаются их ассимиляционные органы.

В табл. 2 наряду с характеристикой условий (температура окружающего воздуха и интенсивность радиации), при которых производились измерения температуры листьев, приведены максимальные величины охлаждения листьев (по сравнению с температурой воздуха) и интенсивности транспирации, взятые из работ И. М. Васильева (1931), С. И. Кокиной (1935), В. М. Свешниковой (1972), И. В. Шульженко и Л. И. Яговцевой (1975), В. П. Дедкова (1976) и пересчитанные нами на половину полной поверхности ассимилирующих органов. В последней графе приведены величины коэффициента поглощения радиации, представляющие собой отношение величины поглощенной радиации к падающей. Этот коэффициент рассчитан по уравнению, приведенному в работе А. Ф. Клешнина и др. (1955),

$$Q\alpha = K_т Tp + 2K_i (T_л - T_в),$$

где $Q$ — интенсивность падающей на лист интегральной радиации (кал/см²·мин.), $\alpha$ — коэффициент поглощения лучистой энергии листом, $K_т$ — теплота парообразования — 585 кал/г при 30°, $Tp$ — интенсивность транспирации (г/см²·мин.), $K_i$ — коэффициент теплоотдачи (кал/см²·мин.·град.), $T_л$ и $T_в$ — температуры листа растения и воздуха.

В наших расчетах коэффициент теплоотдачи $K_i$ принят равным 0.02. При такой величине $K_i$ при условии, что в Репетеке более 50% времени скорость ветра составляет 120—300 м/мин., значения коэффициента

ТАБЛИЦА 2

Величины максимального охлаждения ассимилирующих органов растений и коэффициента поглощения ими интегральной солнечной радиации

| Название растений | Жизненная форма | Температура воздуха С° | Разница между температурой воздуха и листьев * | Интенсивность радиации, кал/см² · мин. | Интенсивность транспирации, мг/см² · мин. | Коэффициент поглощения |
|---|---|---|---|---|---|---|
| *Haloxylon aphyllum* | Дерево | 34—44 | 2.2 | 1.0 | 0.56 | 0.25 |
| *Haloxylon persicum* | » | 34—43 | 2.2 | 1.0 | 0.62 | 0.27 |
| *Ammodendron conollyi* | » | 28—40 | 1.8 | 1.0 | 0.34 | 0.13 |
| *Populus pruinosa* | » | 31—41 | 3.7 | 1.2—1.3 | — | — |
| *Salsola richteri* | Кустарник | 40—42 | 1.8 | 0.4—1.0 | 0.46 | 0.20 |
| *Ephedra strobilacea* | » | 22—40 | 0.4 | 1.0 | — | — |
| *Calligonum caput-medusae* | » | 39—41 | 1.2 | 0.8—1.0 | 0.78 | 0.40 |
| *Astragalus paucijugus* | » | 31—43 | 5.0 | 1.4 | 0.92 | 0.24 |
| *Smirnowia turkestana* | Полукустарник | 30—35 | 5.0 | 0.8—1.2 | 1.08 | 0.36 |
| *Alhagi camelorum* | Травянистый многолетник | 28—43 | 1.7 | 1.0 | — | — |
| *Aristida karelinii* | То же | 31—38 | 2.2 | 0.8—1.2 | 0.68 | 0.26 |
| *Heliotropium arguzioides* | » » | 32—37 | 5.1 | 1.2—1.4 | 1.20 | 0.33 |
| *Jurinea derderioides* | » » | 30—40 | 6.2 | 0.3—1.4 | — | — |
| *Ferula litwinowiana* | » » | 19—24 | 2.0 | 1.2 | — | — |
| *Rheum turkestanicum* | » » | 33—35 | 8.1 | 0.7—1.2 | 1.22 | 0.33 |
| *Carex physodes* | » » | 24—29 | 1.6 | 0.7—1.4 | 0.88 | 0.32 |
| *Eminium lehmannii* | » » | 21—24 | 4.2 | 0.8—1.2 | 1.25 | 0.45 |
| *Senecio subdentatus* | Однолетник | 26—37 | 3.0 | 1.2—1.4 | — | — |
| *Horaninovia ulicina* | » | 24—31 | 1.6 | 1.2—1.4 | — | — |

* Приведена средняя величина из пяти наибольших зарегистрированных разниц температур.

поглощения радиации, рассчитанные по вышеприведенной формуле, получаются максимальными. Литературных данных о величине коэффициента поглощения радиации ассимилирующими органами пустынных растений, особенно для цилиндрических и сильно редуцированных листьев, мы не нашли.

Обращает на себя внимание, что при среднем значении коэффициента поглощения солнечной радиации около 0.3 наблюдается большой разброс этих значений (табл. 2). Наименьшая величина поглощения — всего 0.13 — отмечена у листьев *Ammodendron conollyi*, которые сильно редуцированы и опушены. Представляет интерес, что наибольшие величины коэффициента поглощения (более 0.3) наблюдаются у эфемероидов (*Eminium lehmannii*, *Rheum turkestanicum*, *Carex physodes*), а также у полукустарника *Smirnowia turkestana* и травянистого многолетника *Heliotropium arguzioides*. Эфемероиды за свой короткий срок вегетации (по-видимому, благодаря интенсивному поглощению солнечной энергии и хорошему водному режиму) успевают накопить значительную биомассу. *Smirnowia turkestana* также обладает очень высокими интенсивностями фотосинтеза и транспирации. Представляет интерес и *Heliotropium arguzioides* — растение, ветви которого почти стелятся около поверхности раскаленного песка и, по-видимому, обладают очень высокой теплоустойчивостью.

У растений, имеющих суккулентные цилиндрические ассимилирующие побеги и редуцированные листья (*Haloxylon aphyllum*, *H. persicum*, *Salsola richteri*), коэффициент поглощения находится в пределах 0.20—0.27. Полученные величины коэффициента поглощения для *Eminium lehmannii* (0.45) и *Calligonum caput-medusae* (0.40) выше, чем у других исследованных нами растений, и, по-видимому, нуждаются в уточнении.

Коэффициент поглощения радиации у растений умеренной зоны составляет 0.4—0.5 (Шульгин, 1973). Рассчитанные нами значения коэффициента поглощения для большинства пустынных растений в среднем в 1.5—2 раза меньше. Такая же тенденция некоторого уменьшения погло-

щения интегральной солнечной радиации отмечается и для растений южного Крыма; у мезофитов она составляет ≈0.33, а у ксероморфных видов ≈0.42 (Клешнин, Шульгин, 1960). Это различие может быть объяснено тем, что в зоне жарких пустынь растения вполне достаточно обеспечены солнечной радиацией и они в процессе эволюции выработали приспособления, которые помогают им избегать перегрева ассимиляционных органов. К таким приспособлениям можно отнести эфемероидность и афильность растений, сбрасывание перед летним периодом листьев, редукцию и опушение листьев, способность растений так поворачивать листья, чтобы на них падало меньше света.

На основе проведенных исследований можно сделать следующие выводы.

1. Температура ассимилирующих органов пустынных растений Юго-Восточных Каракумов в течение дня изменяется в пределах 4—43°, она определяется в основном интенсивностью солнечной радиации и транспирации и следует за изменениями температуры воздуха, несколько отставая от них.

2. В период вегетации в дневные часы при интенсивной солнечной радиации у всех пустынных растений ассимилирующие органы имеют температуру, более низкую, чем температура воздуха. Максимальная разница, достигающая 5—8°, у длительновегетирующих видов отмечается при высоких температурах воздуха (32—44°), а у некоторых эфемероидов — при 20—24°.

3. Коэффициент поглощения интегральной солнечной радиации ассимилирующими органами растений жаркой пустыни составляет около 0.3, что в 1.5—2 раза меньше, чем у растений умеренной зоны.

## ЛИТЕРАТУРА

Брегетова Л. Г., А. И. Попова. (1963). О температурном режиме листьев растений Таджикистана. В кн.: О взаимосвязи фотосинтеза растений с водным режимом и минеральным питанием, 3. Душанбе.— Васильев И. М. (1931). Водное хозяйство растений песчаной пустыни Юго-Восточные Каракумы. Тр. по прикл. бот., 25.— Гейтс Д. (1967). Терморегуляция у растений. В кн.: Молекулы и клетки, 2.— Дедков В. П. (1976). Расход воды на транспирацию *Carex physodes* M. Bieb. в Восточных Каракумах. Проблемы освоения пустынь, 2.— Иванов Л. А., А. А. Силина. (1955). Определение транспирационного расхода леса актинометрическим методом в связи с его энергетическим балансом в различных лесорастительных зонах. Физиол. раст., 2, 4.— Карманов В. Г. (1956). Измерение температуры листьев растений при физиологических исследованиях. Автореф. канд. дисс., Л.— Клешнин А. Ф., Б. П. Строганов, И. А. Шульгин. (1955). К вопросу об энергетическом балансе растений. Физиол. раст., 2, 6.— Клешнин А. Ф., И. А. Шульгин. (1960). О связи между транспирацией и температурой листьев в естественных условиях. Тез. докл. сессии по вопросам водного режима растений. Казань.— Кокина С. И. (1935). Водный режим и внутренние факторы устойчивости растений песчаной пустыни Каракумы. Проблемы растениеводческого освоения пустынь, 4.— Максимов Н. А. (1952). Физиологические основы засухоустойчивости растений. Избр. работы, 1.— (Рейнус Р. М.) Reinus R. M. (1972). Temperature of assimilating organs of plants of hot desert Karakum. In: Eco-physiological foundation of ecosystems productivity in arid zone. L.— (Свешникова В. М.) Sveshnikova V. M. (1972). New approach on water regime of the Karakum desert plants. In: Eco-physiological foundation of ecosystems productivity in arid zone. L.— Свешникова В. М., Н. И. Бобровская. (1968). Водный режим растений-эдификаторов песчаной пустыни Кара-Кумы. Тез. докл. Всесоюзн. научн. конф. по изучению и освоению пустынных территорий Средней Азии и Казахстана. Растительность. Ашхабад.— Сирвидас А. П. (1959). Об измерении температуры листьев растений. Научные труды Литовской с.-х. академии, 6, 3.— Соколовская А. П. (1983). К вопросу о влиянии солнечной радиации на температуру некоторых растений песчаной пустыни Каракумы. Тр. бюро по прикл. бот. ген. и сел., 1, 1.— Тимирязев К. А. (1948). Борьба растений с засухой.— Сочинения, 2.— Шульгин И. А. (1973). Растение и солнце.— Шульженко И. В., Л. И. Яговцева. (1975). Транспирация листьев и побегов различной ярусности у крупных злаков Каракумов рода *Aristida*. Тез. докл. XII Междунар. бот. конгресса, 1. Л.— Язкулыев А. (1964). Теплоустойчивость клеток некоторых злаков Туркмении. В кн.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды.— Gates D. M. (1968a). Toward understading ecosystems. Adv. in ecol. Res., 5.— Gates D. M. (1968б). Transpiration and leaf temperature. Annual rev. plant physiol.,

19.— Glum H. (1926). The effect of transpiration and environmental factors on leaf temperatures. Amer. J. Bot., 13, 4.— Harder R. (1930). Beobachtungen über die Temperatur der Assimilationsorgane sommergrüner Pflanzen der Algerischen Wüste. Zeitschr. Bot., 23.— Lange O. L. (1959). Untersuchungen über Wärmehaushalt und Hitzeresistenz mauretanischer Wüsten- und Savannenpflanzen. Flora, 147, 4.— Lange O. L. (1965). Leaf temperatures and methods of measurement. Arid. Zone Res., 25.— Larcher W. (1975). Physiological plant ecology.— Perrier A. (1971). Leaf temperature measurement. In: Plant photosynthetic production. Manual of methods.— Raschke K. (1956). Über die physikalischen Beziehungen zwischen Wärmeübergangszahl, Stralungsaustausch, Temperatur und Transpiration eines Blattes. Planta, 48, 2.— Seybold A. (1929). Untersuchungen über die Transpirationswiderstände und über die Temperatur ägyptisch-arabischer Wüstenpflanzen. Planta, 9, 2.— Stoutjesdijk Ph. (1970). Some measurements of leaf temperatures of tropical and temperate plants and their interpretation. Acta bot. neer., 19, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 XI 1976.

---

## SUMMARY

The temperature of assimilating organs (as shown on 19 desert species in South-East Karakums in the region of Repetek reservation) depends on the intensity of solar radiation and transpiration. It follows the temperature of the air and may change within the limits 4—43° C. In daytime the temperature of the leaves is usually less then the air temperature the difference reaching 5—8°. The evaluation of the coefficient of solar radiation absorbing by assimilating organs of desert plants has shown that it is about 0.3, consequently 1.5—2 times less than for plants of temperate zone.

УДК 582.02/.07 : 546.21 : 581.132 : 582.264

М. К. Карабаев, Т. А. Глаголева, О. В. Заленский

# ВЛИЯНИЕ КИСЛОРОДА НА ФОТОСИНТЕЗ ХЛОРЕЛЛЫ

M. K. KARABAEV, T. A. GLAGOLEVA, O. V. ZALENSKY.
THE EFFECT OF OXYGEN ON PHOTOSYNTHESIS OF *CHLORELLA*

Исследовалось влияние кислорода на поглощение $C^{14}O_2$ и выделение $O_2$ у хлореллы при насыщающих фотосинтез концентрациях углекислоты в условиях изменения энергетических параметров ассимилирующей клетки. Ингибирующее действие кислорода на процесс фотосинтеза резче проявляется при пониженной интенсивности света. Поглощение $C^{14}O_2$ подавляется в меньшей степени, чем выделение $O_2$. Введение экзогенной АТФ приводит к снижению ингибирующего действия кислорода на поглощение $C^{14}O_2$ и не влияет на выделение $O_2$. Подавление кислородом процесса фотосинтеза проявляется при работе II фотосистемы. При ингибировании II фотосистемы диуроном и освещении клеток дальним красным светом возможно стимулирующее действие кислорода на фиксацию $C^{14}O_2$. Высказывается предположение о существовании нескольких мест действия кислорода на процесс фотосинтеза.

Из представлений о связи между фотосинтезом и фотодыханием у ряда исследователей сложилось мнение о том, что эффект Варбурга (уменьшение интенсивности фотосинтеза при увеличении концентрации кислорода в среде) обусловлен усилением гликолатного пути превращения углерода (Hew, Krotkov, 1968; Björkman, 1971; Bowes et al., 1971; Zelitch, 1971). Однако в последнее время накапливается все больше фактов, свидетельствующих об отсутствии тесной зависимости между фотосинтезом и фотодыханием, о том, что место действия кислорода на фотосинтез вряд ли ограничивается одной реакцией. Так, было показано, что ингибирующее действие кислорода на общую фиксацию $C^{14}O_2$ проявляется уже при таких коротких экспозициях, когда еще нет включения углерода в гликолат — основной субстрат фотодыхания (Глаголева и др., 1975). Другие данные (Вийль и др., 1972; Чмора и др., 1976а, б) показывают наличие эффекта Варбурга при насыщающих фотосинтез концентрациях углекислоты, когда роль фотодыхания в ингибировании фотосинтетического газообмена ничтожна.

Развивается представление о влиянии кислорода непосредственно на механизм фотосинтеза. Согласно многочисленным экспериментальным фактам, действие кислорода, по-видимому, может осуществляться на разных уровнях процесса фотосинтеза: взаимодействие $O_2$ с компонентами электрон-транспортной цепи фотосинтеза (Urbach, Fock, 1964; Vidaver, 1964; Вийль и др., 1972), прямое подавление активности ферментов цикла Кальвина, например рибулозодифосфаткарбоксилазы (Бабаджанова и др., 1971), глицеральдегидфосфатдегидрогеназы (Turner et al., 1958) и т. д.

Изучение влияния кислорода на фотосинтез, несомненно, представляет огромный интерес для выяснения самого механизма и путей регуляции такого сложного и многогранного процесса, каким является фотосинтез зеленых растений. В то же время в исследовании этого вопроса остается много неясного, а имеющиеся литературные данные зачастую противоречивы. Особенно это касается влияния кислорода при меняющихся условиях фотосинтеза; практически не изучена связь эффекта кислорода с энергетическими процессами ассимилирующей клетки.

Мы предприняли попытку исследовать особенности действия кислорода на фотосинтез при изменении энергетических параметров ассимилирующей клетки; это достигалось варьированием интенсивности света, введением экзогенной АТФ, ингибиторов фотофосфорилирования, разделением двух фотосистем и т. д.

## Методика

В опытах использовалась равномерная культура *Chlorella pyrenoidosa* Chick., штамм № 4, растущая на среде Ф[1], при освещении лампой ДРЛ (35 000 лк) и плотности суспензии 100 млн клеток в 1 мл. Способ ведения культуры описан в статье И. А. Далецкой и М. В. Чулановской (1964).

Интенсивность фотосинтеза определяли по скорости поглощения $C^{14}O_2$ и выделения $O_2$ клетками хлореллы. Опыты проводили двумя способами.

1 с п о с о б. В кратковременных опытах клетки хлореллы переносили в фосфатный буфер (pH 5.8). В нем происходила преинкубация с различными веществами, действие которых нами исследовалось. В качестве ингибитора циклического фотофосфорилирования использовался антимицин А в концентрации $5 \cdot 10^{-5}$ М, нециклического — диурон (дихлорфенилдиметилмочевина ДХММ, $1 \cdot 10^{-5}$ М). Затем определенное количество клеток (100 млн) наносили на мембранные ультрафильтры № 3, которые помещали в герметическую камеру на обильно смоченную буфером фильтровальную бумагу. В большинстве опытов использовали две концентрации кислорода (21 и 0.5%). Первая создавалась при продувании через газовую камеру обычного воздуха, вторая — гелия. Концентрацию кислорода в варианте с гелием условно принимали равной 0.5%. Повышенные по сравнению с атмосферным содержанием концентрации $O_2$ (60—70%) создавались пропусканием смеси гелия и кислорода через камеру и регистрировались кислородным газоанализатором фирмы Бекман, модель Е2. Далее в газовую камеру из газгольдера при помощи шприца подавали определенное количество газовой смеси, содержащей $C^{14}O_2$. В наших опытах конечная концентрация $CO_2$ составляла 0.1%, удельная радиоактивность — 100 мКюри на 1 л $CO_2$. Предварительные опыты показали, что выбранная концентрация $CO_2$ в этих условиях не ограничивала фотосинтез. Осветительная часть включала проектор ЛЭТИ с лампой накаливания. Для устранения инфракрасной радиации использовали тепловые фильтры.

После экспозиции (2, 4, 6 мин.) мембранные ультрафильтры вынимали из камеры и фиксировали при 105°. Радиоактивность клеток определяли с помощью жидкостно-сцинтилляционного метода. В качестве сцинтилляционного растворителя использовали толуол. Подсчет числа распадов радиоактивного углерода производили на приборе Изокап-300.

2 с п о с о б. Для измерения фотосинтеза в длительных опытах (0.5—1 час) была собрана установка, позволяющая одновременно измерять выделение $O_2$ и поглощение $C^{14}O_2$. Прибор включал чувствительный парамагнитный кислородный газоанализатор Бекман, газопроточный счетчик Гейгера—Мюллера, систему очистительных фильтров, сосудик с суспензией водорослей, осветительную часть, микрокомпрессор. Все части прибора соединялись трубочками, образуя замкнутую систему.

Ход эксперимента заключался в следующем. В сосудик помещали 20 мл суспензии клеток хлореллы плотностью 100 млн клеток в 1 мл в 0.05 М фосфатном буфере при pH 5.8. Систему герметически закрывали и в нее подавали смесь радиоактивной и нерадиоактивной углекислоты с таким расчетом, чтобы в ней создавалась концентрация, в условиях опыта не ограничивающая фотосинтез. Микрокомпрессором газ прокачивался через суспензию и циркулировал по всей системе. После установления равновесия в жидкой и газовой фазах (10—15 мин.) замеряли начальное содержание $O_2$ на газоанализаторе и радиоактивность газовой смеси на счетчике. Затем включали свет и через определенные промежутки

времени отмечали показания обоих приборов. Регистрируя количество газов в системе в начале и конце опыта, мы вычисляли убыль $C^{14}O_2$ и прибыль $O_2$ в результате фотосинтеза.

При использовании изотопного метода (определение поглощения $C^{14}O_2$) мы отдаем себе отчет в том, что на величину газообмена может оказывать влияние изотопный эффект (Yemm, Bidwell, 1969; Быков, 1970).

Изменения спектрального состава достигали использованием интерференционных фильтров; интенсивности света выравнивали по числу квантов.

На рисунках представлены типичные результаты индивидуальных опытов (число повторностей не менее трех, средняя ошибка составляла $\pm 5\%$).

## Результаты

**Влияние кислорода на фиксацию $C^{14}O_2$.** В табл. 1 представлены данные о влиянии различного содержания кислорода в среде на фиксацию $C^{14}O_2$ клетками хлореллы при интенсивностях света 2000 и 10 000 лк. Видно, что ингибирующее фотосинтез действие $O_2$ более резко (до 30—40%) проявляется на слабом свету, а при высокой интенсивности света оно значительно уменьшается (15—20%). Мы установили, что при определенных условиях добавление к клеткам хлореллы экзогенной АТФ приводит к стимуляции фиксации $C^{14}O_2$. На основании этого было сделано предположение об идентичности экзогенной АТФ и АТФ, генерируемой in vivo. Поскольку значение света для фотосинтеза сводится к его энергетической роли, не исключено, что сходную функцию может выполнять экзогенно вводимая АТФ. Для подтверждения этого предположения мы попытались имитировать условия, которые создаются в клетке при высоких освещенностях, введением экзогенной АТФ на слабом свету и тем самым увеличить энергетический уровень клетки. Как видно из табл. 1, под действием экзогенной АТФ ингибирующее фотосинтез действие кислорода при низкой интенсивности света уменьшается с 40 до 20%. Таким образом, снижения ингибирующего эффекта кислорода можно достичь как увеличением интенсивности света, так и добавлением экзогенной АТФ на слабом свету. Можно предполагать наличие определенной связи между уровнем энергообеспеченности ассимилирующей клетки и величиной эффекта Варбурга.

ТАБЛИЦА 1

Влияние кислорода на скорость фиксации $C^{14}O_2$ клетками хлореллы при различных интенсивностях света и добавлении экзогенной АТФ (скорость в распадах $\times 10^3$/мин. · 100 млн клеток)

| Варианты | Интенсивность света, лк | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 2000 | | | | 10 000 | | | |
| | концентрация $O_2$, % | | | $\frac{0.5\%\ O_2}{21\%\ O_2}$ | концентрация $O_2$,% | | | $\frac{0.5\%\ O_2}{21\%\ O_2}$ |
| | 21 | 4 | 0.5 | | 21 | 4 | 0.5 | |
| Контроль | 100 | 129 | 135 | 1.4 | 390 | 440 | 450 | 1.2 |
| АТФ, $1 \cdot 10^{-3}$ М | 128 | 132 | 137 | 1.2 | 400 | 445 | 455 | 1.2 |

Снижение ингибирующего действия $O_2$ можно было бы объяснить подавлением темнового дыхания при увеличении интенсивности света. Однако, как свидетельствуют результаты опытов, скорость фиксации $C^{14}O_2$ при 4% $O_2$ в среде, где кислород еще ограничивает скорость дыхания, остается такой же, как и при 0.5% $O_2$ (табл. 1).

В другой серии экспериментов выяснялись особенности проявления эффекта Варбурга в условиях, когда фотосинтез подавлен в результате

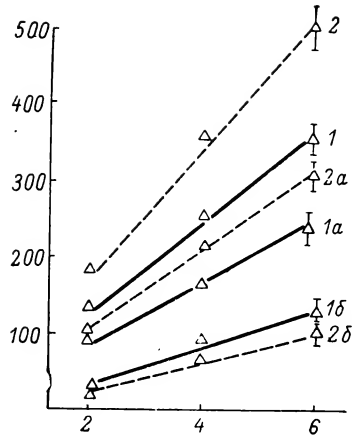



Рис. 1. Влияние кислорода на фиксацию $C^{14}O_2$ клетками хлореллы при действии ингибиторов фотофосфорилирования. Интенсивность света 2000 лк.

*По оси абсцисс* — время (мин.); *по оси ординат* — радиоактивность материала, в распадах $\times 10^2$/мин.$\cdot 10^8$ клеток, *1* — 21% $O_2$, *2* — 0.5% $O_2$; *1а*, *2а* — антимицин А, $5 \cdot 10^{-5}$ М; *1б*, *2б* — ДХММ, $1 \cdot 10^{-5}$ М.

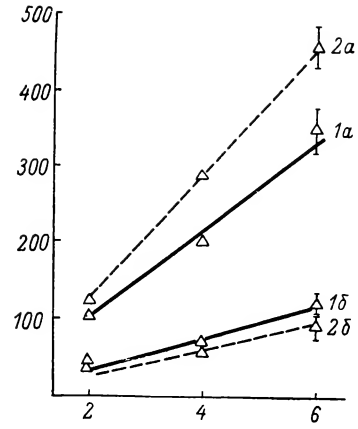



Рис. 2. Влияние кислорода на фиксацию $C^{14}O_2$ клетками хлореллы на ближнем и дальнем красном свете. Интенсивность света 8000 эрг/см$^2$·сек.

*1а*, *2а* — 670 нм, *1б*, *2б* — 700 нм, (1 — 21% $O_2$, *2* — 0.5% $O_2$), Остальные обозначения те же, что на рис 1.

ограничения его эндогенными АТФ и восстановителем. В этом отношении особенно удобным является использование специфических ингибиторов и создание таким образом искусственных модельных систем с преимущественным функционированием в клетке той или иной фотосистемы. Как видно из рис. 1, степень ингибирования кислородом фиксации $C^{14}O_2$ при внесении антимицина А ($5 \cdot 10^{-5}$ М) остается такой же, как и у контрольных клеток (30—35%). При добавлении к клеткам хлореллы ДХММ ($1 \cdot 10^{-5}$ М) ингибирующий эффект кислорода на фиксацию $C^{14}O_2$ сменяется его стимулирующим (до 20%) действием.

Сходные результаты обнаружены при освещении клеток хлореллы дальним красным светом ($\lambda$=700 нм), когда, как и при действии ДХММ, ингибирована работа II фотосистемы. В этих условиях также проявляется стимулирующее фиксацию $C^{14}O_2$ действие кислорода (на 15—20%) (рис. 2). На ближнем красном свету ($\lambda$=670 нм) проявляются те же закономерности, что и при освещении клеток хлореллы белым светом. При равном по энергии освещении величины эффектов имеют примерно тот же порядок (рис. 2).

**Влияние кислорода на оба показателя фотосинтетического газообмена (выделение $O_2$ и поглощение $C^{14}O_2$).** На рис. 3, где представлены типичные кривые газообмена, видно, что с увеличением концентрации $O_2$ от 0.5 до 62% происходит ингибирование как поглощения $C^{14}O_2$, так и выделения $O_2$. Однако при этом выделение кислорода подавляется значительно сильнее, нежели поглощение углекислоты. Так, при повышении содержания $O_2$ от 0.5 до 21% величина подавления выделения кислорода составляет 40%, а поглощение $C^{14}O_2$ снижается на 20—25%. Дальнейшее увеличение концентрации кислорода от 21 до 62% также приводит к более сильному (на 40%) подавлению выделения $O_2$ по сравнению с поглощением $C^{14}O_2$ (20—25%). Таким образом, повышение концентрации кислорода в среде вызывает увеличение отношения скорости поглощения $C^{14}O_2$ к скорости выделения $O_2$. Это ясно видно из табл. 2, где приведены средние (из 6 опытов) значения фотосинтетического коэффициента, полученные при различных концентрациях кислорода в среде.

На рис. 4 видно, что увеличение интенсивности освещения приводит к снижению ингибирующего действия кислорода на фотосинтез. Если величина ингибирования поглощения $C^{14}O_2$ при возрастании содержания $O_2$ в среде от 0.5 до 71% при освещенности 2000 лк составляет 40%, а при

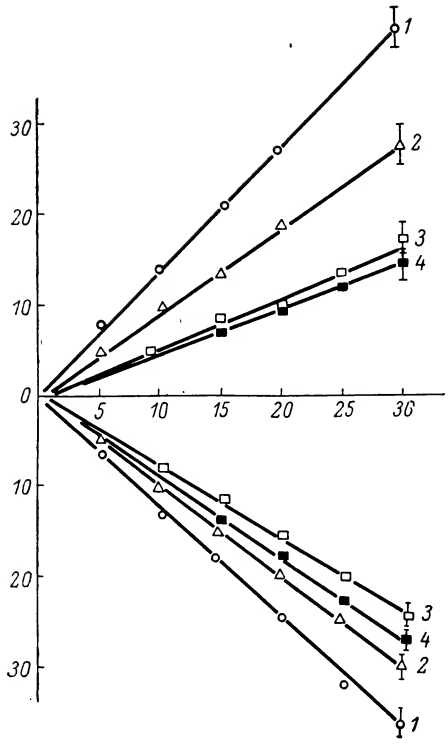



Рис. 3. Влияние различных концентраций кислорода на газообмен клеток хлореллы при интенсивности света 2000 лк.

*По оси абсцисс* — время (мин.), *по оси ординат* — выделение $O_2$ (*вверх* от оси абсцисс) и поглощение $CO_2$ (*вниз* от оси абсцисс), в мкл/$10^8$ клеток·час; *1* — 0.5% $O_2$, *2* — 21% $O_2$, *3* — 62% $O_2$, *4* — 62% $O_2$ + цистеин, $5 \cdot 10^{-3}$ М.

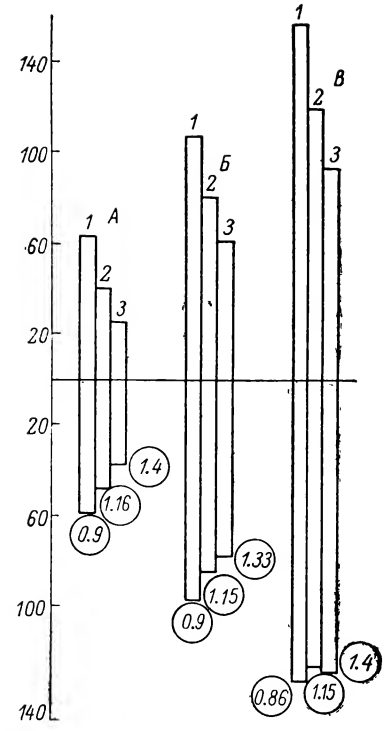



Рис. 4. Влияние различных концентраций кислорода на фотосинтез клеток хлореллы при интенсивности света 2000 (*А*), 5000 (*Б*) и 12 000 лк (*В*).

*По оси ординат* — скорости выделения $O_2$ (*вверх* от оси абсцисс) и поглощения $CO_2$ (*вниз* от оси абсцисс), в мкл/$10^8$ клеток·час; *1* — 0.5% $O_2$, *2* — 21% $O_2$, *3* — 71% $O_2$ (*цифры* в кружках — значения отношения $CO_2/O_2$).

5000 лк — 15—20%, то повышение освещенности до 12 000 лк полностью снимает эффект кислорода. Однако ингибирующее действие $O_2$ на скорость выделения кислорода проявляется и при высоких интенсивностях света. При этом хотя степень подавления снижается, абсолютные величины подавления выделения кислорода с повышением освещенности возрастают. Примечателен тот факт, что значения фотосинтетических коэффициентов ($CO_2/O_2$), соответствующих различным концентрациям кислорода в среде, практически не зависимы от интенсивности света (в диапазоне 2000—12 000 лк).

ТАБЛИЦА 2

Фотосинтетический коэффициент хлореллы при различных концентрациях кислорода (интенсивность света 2000 лк. плотность суспензии 100 млн клеток в 1 мл)

| Концентрация $O_2$ в среде, % | Скорость поглощения $CO_2$, мкл/$10^8$ клеток · час | Скорость выделения $O_2$, мкл/$10^8$ клеток · час | ФК ($CO_2/O_2$) |
|---|---|---|---|
| 0.5 | 58 | 65 | 0.9 |
| 21 | 49 | 44 | 1.2 |
| 62 | 39 | 28 | 1.4 |

Следует отметить, что увеличением освещенности до 25 000—30 000 лк не удается полностью снять ингибирующий эффект кислорода на скорость выделения $O_2$.

Изучение скорости дыхания клеток хлореллы при различном содержании $O_2$ в среде (4, 21, 44 и 75%) показало независимость этого процесса от концентрации кислорода (если только содержание $O_2$ не ниже 2%).

Нами обнаружено, что увеличением энергетического обеспечения клетки с помощью экзогенной АТФ удается несколько снизить ингибирующее действие кислорода на фиксацию $C^{14}O_2$, скорость же выделения $O_2$ при этом почти не изменялась. Представляло также интерес выяснить, какие изменения в реакции фотосинтеза на $O_2$ будет вызывать повышение уровня восстановленности клетки. Это достигалось добавлением к клеткам хлореллы экзогенного цистеина ($5 \cdot 10^{-3}$ М), являющегося естественным восстановленным метаболитом. Оказалось, что введением экзогенного цистеина можно также снизить ингибирующее фиксацию $C^{14}O_2$ действие повышенных концентраций кислорода (см. рис. 3). Так, если при 0.5 и 21% $O_2$ эффект экзогенного цистеина почти не обнаруживается, то при 62% $O_2$ цистеин усиливает скорость фиксации $C^{14}O_2$ до уровня, который наблюдается при 21% $O_2$. При этом также не наблюдается заметного влияния экзогенного цистеина на кислородное звено фотосинтеза, а при повышенных концентрациях $O_2$ под действием цистеина происходит даже некоторое снижение скорости выделения $O_2$. Если добавить к клеткам экзогенный цистин, являющийся окисленной формой цистеина, то эффект не проявляется. В аналогичных условиях также не удается обнаружить влияние экзогенного НАДФ·$H_2$, что, вероятно, связано с непроницаемостью клеточных мембран для него.

## Обсуждение

В настоящей работе была предпринята попытка исследовать влияние кислорода на фотосинтетический газообмен хлореллы при насыщающих концентрациях $CO_2$, когда скорость фотодыхания значительно снижается (Vilson, Calvin, 1955; Вийль и др., 1972). Наблюдаемое в этих условиях влияние кислорода на фотосинтез, по-видимому, может отражать его действие непосредственно на механизм этого процесса. Наибольшее снижение фотосинтеза отмечено при слабых интенсивностях света. При увеличении освещенности ингибирующее действие $O_2$ как на поглощение углекислоты, так и на выделение кислорода снижается. Полученные факты согласуются с литературными данными о снижении эффекта Варбурга при высоких освещенностях (Кутюрин и др., 1964). Значение света для фотосинтеза сводится главным образом к его энергетической роли; поэтому на основании наших данных можно предполагать, что действие кислорода в определенной степени зависит от уровня энергообеспеченности клетки. Подтверждением этого, по-видимому, является факт снижения ингибирующего влияния $O_2$ под действием экзогенной АТФ, идентичность которой эндогенной АТФ была ранее нами показана. Вместе с тем неодинаковая чувствительность углекислотного и кислородного газообмена к кислороду при изменении интенсивности света может быть следствием различия механизмов действия $O_2$ на эти процессы.

Характер действия $O_2$ на фотосинтез определяется также соотношением функционирования в ассимилирующей клетке I и II фотосистем. Так, при работе преимущественно I фотосистемы (что достигалось введением ДХММ и освещением клеток хлореллы дальним красным светом) ингибирующее действие кислорода на фиксацию углекислоты сменяется его стимулирующим эффектом. Можно полагать, что в этих условиях процессы, которые обеспечивают ассимиляцию $CO_2$, стимулируются кислородом. Ранее было показано (Глаголева и др., 1975, 1976), что стимулирующее действие $O_2$ на фиксацию углекислоты может обнаруживаться у С-4 растений, у которых в ассимиляции $CO_2$ большой удельный вес имеют реакции β-карбоксилирования. Оказалось, что и у С-3 растений

при ингибировании прохождения углерода по основному восстановительному руслу — циклу Кальвина — также может увеличиваться относительная доля альтернативного пути ассимиляции $CO_2$, связанного с образованием четырехуглеродных соединений (Глаголева, Родыгина, 1974). Вполне возможно, что по аналогии с С-4 растениями стимулирующее действие $O_2$ на фиксацию $C^{14}O_2$ при ингибировании цикла Кальвина обусловлено необходимостью $O_2$ для реакций образования С-4 соединений. Предполагается, что зависимым от кислорода звеном процесса β-карбоксилирования являются этапы регенерации акцептора $CO_2$ — пирувата (Глаголева и др., 1976), которые при низких освещенностях могут быть обусловлены наличием темнового дыхания.

Как свидетельствуют результаты опытов, при ингибировании I фотосистемы и связанного с ней циклического фотофосфорилирования величина эффекта Варбурга практически не изменяется. Существует мнение (Heber, 1973; Huber, Edwards, 1975), что циклическое фотофосфорилирование участвует в ассимиляции $CO_2$ только в анаэробных условиях и уступает место псевдоциклическому в аэробных. Если бы такой механизм имелся у хлореллы, то мы могли бы ожидать значительное ингибирование поглощения $CO_2$ антимицином А при низких концентрациях $O_2$ и меньшее влияние этого ингибитора при высоком содержании $O_2$. Однако, согласно нашим данным, степень ингибирования фотосинтеза антимицином мало зависит от концентрации $O_2$ в среде.

Результаты этой серии экспериментов свидетельствуют о том, что направленность действия кислорода меняется в зависимости от того, какая фотосистема преимущественно функционирует в клетке. При работе II фотосистемы и связанного с ней нециклического фотофосфорилирования проявляется ингибирующее действие $O_2$ на фиксацию углекислоты клетками хлореллы. Если функционирует I фотосистема, то наблюдается стимуляция кислородом процесса поглощения $C^{14}O_2$. Эти эффекты опосредованы различной реакцией на кислород фотосинтетического метаболизма, связанного с работой I и II фотосистем.

Представляет интерес выяснить, насколько изменения фиксации углекислоты, вызываемые действием кислорода, сопряжены с другой стороной фотосинтетического газообмена — выделением $O_2$. Оказалось, что с повышением содержания кислорода в среде выделение $O_2$ ингибируется сильнее, чем поглощение углекислоты. Это приводит к увеличению фотосинтетического коэффициента ($CO_2/O_2$). Можно предполагать, что существуют по крайней мере две причины, обусловливающие нарушение сопряженности обмена между $O_2$ и $CO_2$ при фотосинтезе. С одной стороны, ингибируется сам механизм выделения кислорода с ростом концентрации последнего в среде, с другой — более сильное подавление выделения $O_2$ по сравнению с поглощением $CO_2$ может объясняться процессами, связанными с поглощением кислорода на свету, которые не обязательно сопряжены с декарбоксилированием.

Повышение интенсивности света полностью снимает ингибирующий эффект действия $O_2$ на поглощение углекислоты, между тем как снижение скорости выделения $O_2$ под действием кислорода происходит всегда. При этом ингибирующий эффект $O_2$ на процесс выделения кислорода с повышением освещенности падает, однако абсолютные величины неполного выделения $O_2$ возрастают, что может указывать на световую зависимость этого явления.

Согласно мнению Н. П. Воскресенской (1965), на свету всегда имеет место поглощение кислорода, которое является неотъемлемой частью работы фотохимического аппарата аэробно живущих зеленых растений. О наличии поглощения кислорода на свету наиболее убедительно свидетельствуют данные экспериментов с использованием изотопа $O^{18}$ (Gerster et al., 1974; Egneus et al., 1975). С помощью масс-спектрометрического метода показано поглощение $O_2$, не связанное с выделением $CO_2$ на свету (Jackson, Volk, 1969).

Нам не удалось обнаружить поглощение кислорода клетками хлореллы в условиях подавления фотосинтеза (исключение $CO_2$ из среды) при различных интенсивностях света. Можно было предполагать, что когда на свету происходит поглощение кислорода, оно связано с фотосинтезом (ассимиляцией $CO_2$). Однако не исключена возможность, что поглощение $O_2$ маскируется равным по величине выделением кислорода.

Обращает на себя внимание факт независимости величин фотосинтетического коэффициента ($CO_2/O_2$), соответствующих различным концентрациям $O_2$ в среде, от интенсивности света. При низких освещенностях увеличение отношения $CO_2/O_2$ определяется различной степенью ингибирования кислородом как поглощения $CO_2$, так и выделения $O_2$ (см. выше). При высоких интенсивностях света изменения ФК происходят только в результате ингибирования выделения $O_2$. Касаясь причин снижения выделения $O_2$ при увеличении концентрации кислорода в среде, отметим, что оно не может быть обусловлено поглощением кислорода по типу темнового дыхания. Об этом свидетельствуют данные о независимости скорости дыхания от концентрации $O_2$ свыше 2%, а также низкие величины поглощения кислорода в темноте по сравнению с эффектом его действия на фотосинтез. По-видимому, в основе этого явления лежат другие механизмы и существует несколько мест действия кислорода на процесс фотосинтеза. Тот факт, что ингибирующее действие $O_2$ на фотосинтез резче проявляется при лимитированном количеством энергии фотосинтезе, позволяет предполагать, что влияние кислорода обусловлено в первую очередь его действием на работу II фотосистемы и связанного с ней нециклического транспорта электронов.

На основании проведенной работы можно сделать следующие выводы.

1. Подавление кислородом процесса фотосинтеза (эффект Варбурга) наблюдается не только при низких, но и при насыщающих концентрациях углекислоты. При этом ингибирующий эффект кислорода (на выделение $O_2$ и поглощение $C^{14}O_2$) резче проявляется при пониженной интенсивности света.

2. Под влиянием изменения содержания кислорода в среде изменяется соотношение между поглощением $C^{14}O_2$ и выделением $O_2$ на свету. Величины фотосинтетического коэффициента, соответствующие различным концентрациям кислорода, не зависят от интенсивности света.

3. Поглощение $C^{14}O_2$ в меньшей степени подавляется кислородом, чем выделение $O_2$, что, вероятно, свидетельствует о наличии на свету процессов поглощения кислорода, не связанных с декарбоксилированием.

4. Ингибирующее действие кислорода на фотосинтез проявляется при работе II фотосистемы. При преимущественном функционировании I фотосистемы возможно стимулирующее действие $O_2$ на фиксацию $C^{14}O_2$. Таким образом, можно предполагать существование нескольких мест действия кислорода на процесс фотосинтеза.

## ЛИТЕРАТУРА

Бабаджанова М. А., Н. Г. Доман, Н. Г. Чекина. (1971). Определение и очистка препаратов карбоксилазы рибулозодифосфата из листьев гороха и фасоли в атмосфере инертных газов. В кн.: Фотосинтез и использование солнечной энергии. Л. — Быков О. Д. (Bykov O. D.) (1970). The method of calculation of isotopic effect in photosynthesis and its value. Photosynthetica, 4, 3. — Вийль Ю. А, А. Лайск, В. Оя, Т. Пярник. (1972). Стимулирующее действие кислорода на фотосинтез. ДАН СССР, 204, 5. — Воскресенская Н. П. (1965). Фотосинтез и спектральный состав света. — Глаголева Т. А., А. Т. Мокроносов, О. В. Заленский. (1976). Влияние кислорода на фотосинтез и метаболизм у растений Юго-Восточных Каракумов. Тез. докл. Всес. совещ. «Газометрическое исследование фотосинтеза и дыхания растений». Тарту. — Глаголева Т. А., Р. М. Рейнус, А. Т. Мокроносов, О. В. Заленский. (1975). Влияние кислорода на фотосинтез и фотодыхание растений Юго-Восточных Каракумов. Бот. ж., 60, 7. — Глаголева Т. А., Т. Н. Родыгина. (1974). О связи метаболизма меченого углерода у хлореллы с работой I и II фотосистем. Физиол. раст., 21, 6. — Далецкая И. А., М. В. Чулановская. (1964). Влияние температуры на рост и фотосинтез хлореллы. Бот. ж., 49, 8. — Кутюрин В. М., М. В. Улубекова, Н. М. Назаров. (1964). Влияние света и кислорода на фотосинтез и ды-

хание водных растений. Физиол. раст., 11, 6.— Чмора С. Н., Г. А. Слободская, А. А. Ничипорович. (1976а). Ингибирование углекислотного газообмена С-3 растений кислородом в условиях высокой концентрации $CO_2$. Тез. докл. Всес. совещ. «Газометрическое исследование фотосинтеза и дыхания растений». Тарту.— Чмора С. Н., Г. А. Слободская, А. А. Ничипорович. (1976б). Ингибирование углекислотного газообмена С-3 растений кислородом в условиях высокой концентрации $CO_2$. Физиол. раст., 23, 5.— Björkman O. (1971). Interaction between the effects of oxygen and $CO_2$ concentration on quantum yield and light saturated rate of photosynthesis in leaves. Ann. Rep., Carnegie Inst., Wash., 70.— Bowes G., W. Z. Hageman, K. H. Ogren. (1971). Phosphoglycolate production catalized by ribulose diphosphate carboxylase. Biochem. Biophys. Research Commun., 45, 3.— Egneus H., U. Heber, U. Matthiensen, M. Kirk. (1975). Reduction of oxygen by the electron transport chain of chloroplasts during assimilation of carbon dioxide, Biochem. Biophys. Acta, 408, 252.— Gerster R., B. Dimon, A. Peybernes. (1974). The fate of oxygen in photosynthesis. Proc. Third Intern. Congr. on Photosynthesis, September 2—6.— Heber U. (1973). Stoichiometry of reduction and phosphorylation during illumination of intact chloroplasts. Biochem. Biophys. Acta, 3051.— Hew C. S., G. Krotkov. (1968). Effect of oxygen on the rates of $CO_2$ evolution in light and darkness by photosynthesizing and nonphotosynthesizing leaves. Plant Physiol., 43, 3.— Huber S., G. Edwards. (1975). The effect of oxygen on $CO_2$ fixation by mesophyll protoplast extracts of $C_3$ and $C_4$ plants. Biochem. Biophys. Research Commun., 67, 1.— Jackson W. A., R. J. Volk. (1969). Oxygen uptake by illuminated maize leaves. Nature, 222, 5190.— Turner I. S., I. F. Turner, K. D. Shortman, I. E. King. (1958). The inhibition of photosynthesis by oxygen. II. The effect of oxygen on glyceraldegide phosphate dehydrogenase from chloroplasts. Austral. J. Biol. Sci., 2, 3.— Urbach W., D. C. Fock. (1964). Partial inhibition of photosynthetic electron transport by lack of oxygen. Ann. Rep., Carnegie Inst., Wash., 19.— Vidaver W. (1964). Interaction between $O_2$ and the two light systems of photosynthesis. Ann. Rep., Carnegie Inst., Wash., 19.— Wilson A. T., M. Calvin. (1955). The photosynthetic cycle $CO_2$-dependent transients. J. Amer. Chem. Soc., 77, 4.— Yemm E. W., R. G. S. Bidwell. (1969). Carbon dioxide exchange in leaves. I. Discrimination between $^{14}CO_2$ and $^{12}CO_2$ in photosynthesis. Plant Physiol., 44, 3.— Zelitch I. (1971). Photosynthesis, photorespiration and plant productivity.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград
Казанский государственный
университет.

Получено 7 II 1977.

---

## SUMMARY

The inhibitory effect of oxygen on $C^{14}O_2$ assimilation and $O_2$ output in *Chlorella* cells was studied under the conditions of $CO_2$ saturated photosynthesis. The maximal inhibitory effect on photosynthesis was observed at low light intensity. The absorption of $C^{14}O_2$ was less inhibited than the $O_2$ output. The inhibitory effect of oxygen on photosynthesis occured only when the II photosystem was active. It is suggested that there are several sites of oxygen interaction in the photosynthetic process.

УДК 582.03.035 : 551.521.18

Г. А. Одуманова-Дунаева

# ВЛИЯНИЕ БЛИЖНЕЙ ИНФРАКРАСНОЙ РАДИАЦИИ НА ФОТОСИНТЕЗ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ СВЕТОКУЛЬТУРЫ

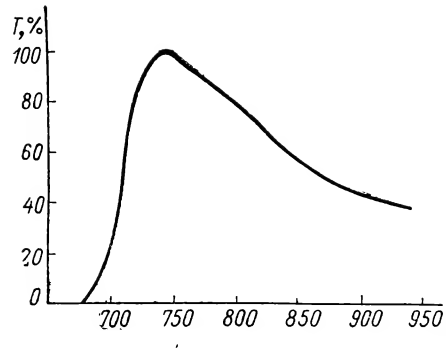
G. A. ODUMANOVA-DUNAYEVA. EFFECT OF THE NEIGHBOURING INFRARED RADIATION ON THE PLANT PHOTOSYNTHESIS IN CONDITIONS OF LIGHT CULTURE

Ближняя инфракрасная радиация (БИКР) оказывает регулирующее действие на фотосинтез. БИКР (с λ=700—1200 нм и максимумом 730—750 нм) в составе видимого светопотока значительно увеличивает интенсивность фотосинтеза. Это обусловливает эффективность применения ламп накаливания в светокультуре. Длительная экспозиция в условиях БИКР повышает последующий фотосинтез на свету. Кратковременное облучение листьев или целых растений БИКР (20 мин.) и красным светом (КС, 5 мин.) в условиях 24-часового режима — 4т+3с+2т+15с (т — темнота, с — свет) — после 3с вызывает обратимые изменения интенсивности фотосинтеза и коррелирующие с ними изменения роста. После воздействия БИКР фотосинтез и накопление сухого вещества целыми растениями увеличиваются, после БИКР+КС — снижаются, после БИКР+КС+БИКР — снова увеличиваются. Активность дыхательных ферментов (каталазы и пероксидазы) в этих условиях изменяется в направлении, противоположном изменениям фотосинтеза. Кратковременное действие БИКР перед наступлением 6-часовой ночи угнетает фотосинтез. Таким образом, не только для фотоморфогенеза, но и для фотосинтеза границы физиологически активной радиации в длинноволновой части (за пределами 700 нм) оказались значительно шире, чем это считалось ранее.

Изучение регуляторной роли света открыло новую главу в физиологии растений и позволило глубже понять его значение для такого светозависимого процесса, как фотосинтез. Данные по регуляторному действию света на фотосинтетическую деятельность еще немногочисленны и посвящены главным образом синему свету (Гольд, 1971; Воскресенская, 1975, и др.). Вопрос о роли инфракрасной области спектра в фотосинтезе растений был поставлен в работах А. Н. Данилова (1940 и др.) и В. П. Дадыкина (Дадыкин, Станько, 1957; Дадыкин и др., 1957; Дадыкин, 1964). Однако должного развития эти исследования не получили.

Энергетическая эффективность ближней инфракрасной радиации с длиной волны более 700 нм в фотосинтезе незначительна. В этой спектральной области свет поглощается лишь длинноволновой формой хлорофилла *a* и исключается работа II фотосистемы фотосинтеза (Воскресенская, 1965; Глаголева, Заленский, 1971). Вместе с тем большая регуляторная активность этой области спектра в фотоморфогенезе и тесная взаимосвязь систем морфогенеза и фотосинтеза (Mumferd, Jenner, 1971; Одуманова-Дунаева, 1972), а также усиленное поглощение радиации с длиной волны более 700 нм при низкой температуре, сопровождаемое накоплением энергии (Дадыкин, Станько, 1957; Дадыкин и др., 1957; Дадыкин, 1964), давали основание предполагать значительное влияние ближней инфракрасной радиации на фотосинтетический процесс.

В течение 1972—1975 гг. нами изучалась зависимость фотосинтеза различных видов растений от ближней инфракрасной радиации в условиях искусственного освещения. В качестве электрических источников света с различным содержанием инфракрасной радиации в светопотоке были выбраны зеркальные лампы накаливания ЗН-7 (смонтированные




Спектральная характеристика ближней инфракрасной радиации.

*T* — относительная пропускаемость светофильтров в процентах к максимальному излучению.

в осветительных установках с водяным экраном), люминесцентные лампы ЛБ-40 и лампы ДРЛ-250. Лампы накаливания с водяным экраном в 5 см дают лучистый поток, обогащенный ближней инфракрасной радиацией с длиной волны от 700 до 1200 нм (40—44% от общего излучения). Излучение люминесцентных ламп ЛБ-40 и ламп ДРЛ-250 в ближней инфракрасной области составляет соответственно лишь 4 и 6.0—6.4%.

В ряде опытов использовалась ближняя инфракрасная радиация, выделенная из светопотока ламп накаливания ЗН-7 и ЗН-8 с помощью специальных светофильтров. Спектральная характеристика полученного лучистого потока показана на рисунке. При использовании водяного экрана в кабинах с ближней инфракрасной радиацией растения подвергались действию лучистого потока интенсивностью 15—20 вт/м$^2$, с максимумом в области с $\lambda$=730—750 нм.

Объектами опытов были растения, выращенные на свету ламп накаливания и при люминесцентном освещении: пшеница *Triticum vulgare* L. сорта Аврора, абиссинская капуста *Brassica carinata* A. Braun, томаты сортов Оттава и Пушкинский *Licopersicum esculentum* Mill., перилла масличная *Perilla ocymoides* L. и ипомея *Pharbitis nil* Choisy.

Фотосинтез измерялся с помощью электронного газоанализатора с полупроводниковым датчиком по теплопроводности и гравиметрическим методом (Bartoš et al., 1960; Šetlík et al., 1960; Richnovská, Bartoš, 1962; Natr, Gloser, 1967). Опыты повторяли по 5—10 раз, среднее квадратическое отклонение весовых измерений составляло $\pm$6 мг, ошибка средней арифметической равнялась $\pm$3 мг.

Проведенные исследования показали, что ближняя инфракрасная радиация с длиной волны 700—1200 нм сама по себе не вызывала фотосинтетической ассимиляции углекислоты у испытанных растений (измерения сделаны электронным газоанализатором с точностью до 0.001% $CO_2$). В условиях ближнего инфракрасного излучения листья обнаруживали лишь дыхательный газообмен, равный темновому (1.75 мг $CO_2$/дм$^2$·час у абиссинской капусты и 0.48 мг $CO_2$/дм$^2$·час у томатов). Однако в составе лучистого потока, содержащего видимую часть спектра, ближняя инфракрасная радиация оказывала весьма существенное влияние на фотосинтез. Дополняя видимый светопоток в излучении ламп накаливания, она значительно увеличивала фотосинтетическую ассимиляцию углекислоты. При выравненной облученности в диапазоне волн от 400 до 700 нм фотосинтез листьев на свету ламп накаливания у всех видов растений увеличивался в 2—3 раза по сравнению с фотосинтезом на люминесцентном свету или на свету ламп ДРЛ-250 (табл. 1).

С увеличением возраста листа стимулирующее действие ближней инфракрасной радиации на фотосинтез несколько ослабевает, но даже у нижних листьев абиссинской капусты фотосинтетический процесс в 1.5 раза усиливается в лучистом потока ламп накаливания (табл. 2).

Весьма существенны данные экспериментов, обнаруживших, что значительную часть видимой радиации в лучистом потоке может заменить ближняя инфракрасная радиация без ущерба для фотосинтетической деятельности листьев. В светопотоках от ламп накаливания и люминесцентных ламп, выравненных по общей облученности, интенсивность фотосинтеза почти одинакова, несмотря на то что в лучистом потоке ламп накали-

ТАБЛИЦА 1

Влияние на фотосинтез ближней инфракрасной радиации в составе светопотоков, выравненных по облученности в области длин волн 400—700 нм

| Источник излучения | Облученность в области $\lambda = 400—700$ нм, вт/м² | Температура, °С | Фотосинтез, мг абс. сух. веса/дм² за сутки | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | абиссинская капуста | пшеница | томаты сорта Оттава | перилла масличная | ипомея |
| Лампы накаливания ЗН-7 с водяным экраном в 5 см | 36 | 26.5—28.5 | 105 | 120 | 69 | 74 | 47 |
| Люминесцентные лампы ЛБ-40 | 36 | 27.5—29.0 | 35 | 57 | 23 | 52 | 10 |
| Лампы ДРЛ-250 | 36 | 26.0—30.0 | 43 | 61 | 35 | 55 | 11 |

Примечание. В табл. 1, 3, 5—9, 11 представлены данные по фотосинтезу первого сверху сформировавшегося листа.

ТАБЛИЦА 2

Влияние ближней инфракрасной радиации в составе светопотоков, выравненных по облученности в области длин волн 400—700 нм, на фотосинтез листьев разного возраста (абиссинская капуста)

| Источник излучения | Облученность в области $\lambda = 400—700$ нм, вт/м² | Температура, °С | Фотосинтез, мг абс. сух. веса/дм² за сутки | |
|---|---|---|---|---|
| | | | молодой верхний лист площадью около $^1/_3$ от максимальной | 4-й лист сверху |
| Лампы ЗН-7 с водяным экраном в 5 см | 36 | 18—20 | 104 | 64 |
| Люминесцентные лампы ЛБ-40 | 36 | 18—20 | 55 | 39 |

вания доля видимой радиации ($\lambda$=400—700 нм) в 3 раза меньше, чем на люминесцентном свету (табл. 3). Измерение газообмена листьев абиссинской капусты с помощью электронного газоанализатора при выравненной общей облученности (25 вт/м²) также показало, что на свету ламп накаливания с водяным экраном интенсивность фотосинтеза выше, чем при люминесцентном освещении (соответственно 1.6 и 0.35 мг $CO_2$/дм²·час).

ТАБЛИЦА 3

Влияние на фотосинтез ближней инфракрасной радиации в составе светопотоков, выравненных по общей облученности

| Источник излучения | Общая облученность, вт/м² | Облученность в области $\lambda = 400—700$ нм, вт/м² | Температура, °С | Фотосинтез, мг абс. сух. веса/дм² за сутки | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | абиссинская капуста | пшеница | томаты сорта Оттава | перилла масличная | ипомея |
| Лампы накаливания ЗН-7 с водным экраном в 5 см | 36 | 13 | 26.5—28.0 | 61 | 50 | 24 | 41 | 10 |
| Люминесцентные лампы ЛБ-40 | 36 | 34 | 27.0—28.5 | 54 | 57 | 23 | 52 | 10 |

Только молодые, еще не сформировавшиеся листья абиссинской капусты и периллы (достигшие примерно $^1/_3$ своей максимальной площади) при одинаковой общей облученности фотосинтезируют на люминесцентном

ТАБЛИЦА 4

Влияние ближней инфракрасной радиации в составе светопотоков, выравненных по общей облученности, на фотосинтез листьев разного возраста

| Источник излучения | Общая облученность, вт/м² | Облученность в области λ=400—700 нм, вт/м² | Температура, °С | Фотосинтез, мг абс. сух. веса/дм² за сутки | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | абиссинская капуста | | перилла масличная | |
| | | | | листья | | | |
| | | | | молодые | взрослые | молодые | взрослые |
| Лампы ЗН-7 с водяным экраном в 5 см | 36 | 13 | 25.0—27.5 | 54 | 73 | 19 | 27 |
| Лампы ЛБ-40 | 36 | 34 | 26.0—27.0 | 87 | 61 | 31 | 27 |

Примечание. Молодые листья — листья, достигшие около $^1/_3$ максимальной площади; взрослые листья — четвертые сверху.

свету активнее, чем на свету лампы накаливания, в соответствии с содержанием «физиологически активной радиации» (с λ=400—700 нм) в общем лучистом потоке (табл. 4).

В ряде опытов было показано, что исключение ближней инфракрасной радиации из лучистого потока лампы накаливания значительно снижает фотосинтез. Так, если лучистый поток в осветительной установке из лампы накаливания с водяным экраном пропустить через 10% водный раствор $CuCl_2$ (толщиной в 1 см), поглощающий все излучение с длиной волны более 700 нм, то фотосинтез листьев уменьшается, по величине он приближается к фотосинтезу на люминесцентном свету, равному по интенсивности видимой области спектра лампы накаливания.

Уменьшение доли ближней инфракрасной радиации в светопотоке лампы накаливания наполовину (при использовании экрана в 1 см из 1% водного раствора $CuCl_2$) уже значительно снижает фотосинтез абиссинской капусты и ипомеи. Для других растений (томаты, пшеница, перилла) содержание ближней инфракрасной радиации может быть снижено почти в 2 раза без ущерба для фотосинтетической деятельности (табл. 5).

ТАБЛИЦА 5

Интенсивность фотоситеза листьев при исключении ближней инфракрасной радиации из лучистого потока лампы накаливания ЗН-7

| Условия освещения | Общая облученность, вт/м² | Облученность в области λ=400—700 нм, вт/м² | Температура, °С | Фотосинтез, мг абс. сух. веса/дм² за сутки | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | абиссинская капуста | пшеница | томаты сорта Оттава | перилла масличная | ипомея |
| ЛН+ВЭ в 5 см | 100 | 36 | 26.0—29.0 | 113 | 120 | 73 | 62 | 47 |
| ЛН+МЭ в 1 см+ +$CuCl_2$ 1% | 64 | 36 | 29.0—30.0 | 68 | 124 | 67 | 58 | 19 |
| ЛН+МЭ в 1 см+ +$CuCl_2$ 10% | 36 | 36 | 28.0—30.0 | 40 | 69 | 13 | 41 | 17 |
| Люминесцентные лампы ЛБ-40 | 39 | 36 | 26.0—28.5 | 54 | 57 | 15 | 27 | 10 |

Примечание. ЛН — лампы накаливания, ВЭ — водяной экран, МЭ — медный экран, $CuCl_2$ 1% и $CuCl_2$ 10% — 1% и 10% водный раствор $CuCl_2$.

Механизм действия ближней инфракрасной радиации на фотосинтез растений в светопотоках, содержащих видимый свет, еще не ясен, однако значительную роль в этом процессе, вероятно, играет не только I фотосистема фотосинтеза, но и фотоактивные системы фотоморфогенеза, и в первую очередь система фитохрома.

В связи с развитием светокультуры полученные данные представляют определенный практический интерес. При выращивании растений в условиях искусственного освещения большое значение имеет выбор источника света. Этот вопрос приобретает особую актуальность, если иметь в виду будущие инженерные системы управляемого биосинтеза.

Фотосинтез является одним из наиболее важных физиологических процессов, определяющих скороспелость и урожайность растений. Поэтому источники света, обеспечивающие высокие показатели ассимиляционной деятельности, должны считаться наилучшими.

Многолетние исследования, проведенные в лаборатории светофизиологии Агрофизического научно-исследовательского института под руководством Б. С. Мошкова, убедительно показали, что осветительная установка, состоящая из зеркальных ламп накаливания ЗН-7 с водяным экраном, дает лучшие результаты, чем используемые в практике рамы с люминесцентными трубками, как при получении урожая плодов, так и при выращивании рассады томатов и огурцов (Мошков, 1966).

При выборе источника радиации для выращивания растений в условиях искусственного освещения следует обращать внимание не только на спектр действия фотосинтеза, который практически ограничивается видимой спектральной областью с длиной волн от 400 до 700 нм. Поскольку при светокультуре используются не монохроматические, а смешанные светопотоки, необходимо учитывать закономерности усиления фотосинтеза при одновременном облучении листьев коротковолновыми и длинноволновыми лучистыми потоками. Для диапазона волн короче 700 нм это уже известно (Emerson, 1958, и др.) и названо «вторым эффектом Эмерсона».

Полученные нами данные свидетельствуют о том, что ближняя инфракрасная радиация с длиной волны больше 700 нм (до 1200 нм), сама по себе почти неактивная в процессе фотосинтеза, в сочетании с видимым светопотоком в несколько раз увеличивает энергию фотосинтеза. Вследствие этого лампы накаливания являются источниками излучения, способствующими повышению фотосинтеза, скорости развития и продуктивности растений.

Учитывая роль ближней инфракрасной радиации в фотосинтезе и развитии растений, при конструировании новых источников освещения для промышленной светокультуры следует ориентироваться не только на излучатели с повышенной светоотдачей, но и на источники света со значительным процентом (больше 6—7%) излучения в ближней инфракрасной области.

В следующей серии опытов, проведенных при участии Н. В. Хованской и Е. В. Соловьева, фотосинтез измеряли после облучения листьев ближней инфракрасной радиацией в течение различного времени (от нескольких минут до нескольких суток). Оказалось, что роль излучения в этой области спектра в регуляции фотосинтеза растений отчетливо проявляется и в порядке последействия. Так, выдерживание абиссинской капусты вместо ночного периода суток в условиях облучения ближней инфракрасной радиацией увеличивает последующий фотосинтез в течение 15-часового светового периода в осветительной установке из зеркальных ламп накаливания. Однако замена 9-часовой ночи светом в атмосфере без углекислоты не изменяет интенсивности фотосинтеза (табл. 6).

Пребывание абиссинской капусты в течение 5 суток в условиях ближней инфракрасной радиации при последующем перемещении растений на свет ламп накаливания вызывает увеличение фотоситеза на 20—30% по сравнению с растениями, находившимися 5 суток на свету неоновых ламп или ламп накаливания при слабой интенсивности (табл. 7).

Обратимая реакция растений на кратковременное облучение ближней инфракрасной радиацией и красным светом является одним из наиболее ярких проявлений фотоактивной системы фитохрома. Об участии фотоактивной системы красного—дальнего красного света в формировании

ТАБЛИЦА 6

Фотосинтез листьев абиссинской капусты при замене темнового периода суток ближней инфракрасной радиацией

| Световой режим в течение суток | Фотосинтез, мг абс. сух. веса/дм² за сутки |
|---|---|
| 15 час. с+9 час. т | 73 |
| 15 час. с+9 час. с в атмосфере без $CO_2$ | 74 |
| 15 час. с+9 час. БИКР | 102 |

Примечание. Здесь и в табл. 8—11 с — свет, т — темнота, БИКР — ближняя инфракрасная радиация.

ТАБЛИЦА 7

Последействие длительной экспозиции в различных условиях облучения на фотосинтез абиссинской капусты

| Варианты непрерывного освещения в течение опыта (5 суток) | Фотосинтез, мг абс. сух. веса/дм² за сутки | | |
|---|---|---|---|
| | перед опытом (12-часовой день, лампы накаливания 300 вт/м²) | в период опыта (при разных вариантах непрерывного освещения) | после опыта (12-часовой день, лампы накаливания 300 вт/м²) |
| Свет ламп накаливания (300 вт/м²) | 65 | 136 | 75 |
| Свет ламп накаливания (15 вт/м²) | 63 | 46 | 71 |
| Красный свет (неоновые лампы, 15 вт/м²) | 62 | 7 | 70 |
| Ближняя инфракрасная радиация (15 вт/м²) | 67 | —4 (дыхание) | 94 |

фотосинтетического аппарата растений (в синтезе хлорофилла, ферментов цикла Кальвина и цикла Хетча и Слэка) известно из ряда работ (Mego, Jagendorf, 1961; Rudolph, 1965; Шлык и др., 1966; Grachem et al., 1968, 1970). О влиянии системы фитохрома на фотосинтез сформировавшегося зеленого листа высказывались лишь предположения (Воскресенская, 1965; Одуманова-Дунаева, 1972), ранее не имевшие экспериментального обоснования.

Нами получен экспериментальный материал, который показывает регулирующее действие кратковременного освещения красным светом и ближней инфракрасной радиацией на фотосинтез взрослого листа.

Ближняя инфракрасная радиация перед кратковременными периодами темноты вызывает усиление последующей фотосинтетической деятельности листьев. Так, при 24-часовом режиме (4т+3с+2т+15с) 20-минутное облучение ближней инфракрасной радиацией перед вторым периодом темноты увеличивало фотосинтез листьев (табл. 8). 5-минутная экспозиция на красном свету (с максимумом $\lambda$=660 нм) вслед за действием ближней инфракрасной радиации не только ликвидировала эффект стимуляции фотосинтеза, но и значительно снижала его интенсивность. Экспозиция в условиях ближней инфракрасной радиации (в течение 20 мин.) вслед за действием красного света вновь усиливала фотосинтетическую активность листьев.

Данные, полученные гравиметрическим методом, были подтверждены при измерении газообмена с помощью электронного газоанализатора в течение 15-часового светового периода (табл. 8).

Таким образом, под влиянием системы фитохрома показатели фотосинтеза могут изменяться почти в 2 раза. Полученные данные подтверждают представление о взаимодействии систем фотоморфогенеза и фотосинтеза и позволяют рассматривать интенсивность фотосинтеза как одну

ТАБЛИЦА 8

**Обратимые изменения интенсивности фотосинтеза листьев при кратковременных экспозициях в условиях ближней инфракрасной радиации и на красном свету**

| Световой режим в течение суток (число часов света и темноты) | Фотосинтез | | | |
|---|---|---|---|---|
| | мг абс. сух. веса/дм² за сутки | | мг $CO_2$/дм² · час | |
| | томаты сорта Оттава | абиссинская капуста | томаты сорта Оттава | абиссинская капуста |
| 4 т+3 с+2 т+15 с | 91 | 79 | — | — |
| 4 т+3 с+20 мин. БИКР+ +1 ч. 40 м. т+15 с | 109 | 103 | 2.7 | 11.8 |
| 4 т+3 с+20 мин. БИКР+5 мин. КС+1 ч. 35 м. т+15 с | 53 | 64 | 1.6 | 8.4 |
| 4 т+3 с+20 мин. БИКР+5 мин. КС+20 мин. БИКР+1 ч. 15 м. т+ +15 с | 91 | 86 | — | — |

Примечание. КС — красный свет.

из обратимых реакций метаболизма растений на кратковременное облучение красным и дальним красным светом.

Выращивание проростков томатов (сорт Пушкинский) в течение 8—10 суток при световом режиме 4 т+3 с+2 т+15 с с кратковременным облучением инфракрасной радиацией и красным светом после 3-часового светового периода позволило выявить изменения нетто-ассимиляции (сухого веса целых растений), коррелирующие с изменениями фотосинтетической активности листьев (табл. 9).

ТАБЛИЦА 9

**Влияние кратковременного облучения ближней инфракрасной радиацией и красным светом на рост томатов сорта Пушкинский (в возрасте 10 дней)**

| Световой режим в течение суток (число часов света и темноты) | Высота растений, см | Сырой вес 20 растений, г | Сухой вес 20 растений, г |
|---|---|---|---|
| 4 т+3 с+2 т+15 с | 13.0 | 26.4 | 3.60 |
| 4 т+3 с+20 мин. БИКР+ +1 ч. 40 м. т+15 с | 13.5 | 31.0 | 4.32 |
| 4 т+3 с+20 мин. БИКР+ +5 мин. КС+1 ч. 35 м. т+ +15 с | 12.7 | 23.4 | 3.20 |

Очевидно, фотоактивная система фитохрома регулирует фотосинтетическую ассимиляцию углекислоты листьями и существенно влияет на продуктивность растений в целом.

В серии опытов с абиссинской капустой и томатами в условиях 24-часового режима света и темноты 4 т+3 с+2 т+15 с исследовалась активность ферментов дыхательного метаболизма в тканях фотосинтезировавших листьев: пероксидазы (по методу А. Н. Бояркина, 1951) и каталазы (манганометрическим методом).

При действии ближней инфракрасной радиации и красного света в начале 2-часового темнового периода изменения активности ферментов дыхания оказались противоположными изменениям интенсивности фотосинтеза. 20-минутное облучение ближней инфракрасной радиацией частично подавляло работу ферментов, 5-минутное освещение красным светом вслед за ближней инфракрасной радиацией восстанавливало их активность (табл. 10).

ТАБЛИЦА 10

Обратимые изменения активности пероксидазы и каталазы в листьях при кратковременных экспозициях в условиях ближней инфракрасной радиации и на красном свету

| Световой режим в течение суток (число часов света и темноты) | Активность пероксидазы, усл. ед. на 1 г сыр. веса | | Активность каталазы, мг $H_2O_2$ на 1 г сыр. веса | |
|---|---|---|---|---|
| | томаты сорта Оттава | абиссинская капуста | томаты сорта Оттава | абиссинская капуста |
| 4 т+3 с+2 т+15 с | 6.9 | 0.57 | 486 | 386 |
| 4 т+3 с+20 мин. БИКР+ +1 ч. 40 м. т+15 с | 5.3 | 0.37 | 458 | 362 |
| 4 т+3 с+20 мин. БИКР+ +5 мин. КС+1 ч. 35 м. т+ +15 с | 7.3 | 0.50 | — | 382 |
| 4 т+3 с+20 мин. БИКР+ +5 мин. КС+20 мин. БИКР+1 час 15 мин. т+ +15 с | — | 0.49 | — | 342 |

Таким образом, сопряженные изменения фотосинтетического и дыхательного метаболизма при регуляторном действии фотоактивной системы фитохрома отражаются в таких интегральных процессах жизнедеятельности растений, как рост и развитие.

Кратковременное облучение ближней инфракрасной радиацией может привести и к сильному спаду фотосинтеза. Измерения показали, что в условиях 18-часового дня короткое воздействие ближней инфракрасной радиацией (в течение 20 мин.) перед наступлением ночи сильно угнетает фотосинтез листьев периллы масличной, редиса салатного и томатов (табл. 11).

ТАБЛИЦА 11

Фотосинтез листьев при кратковременном облучении ближней инфракрасной радиацией перед темновым периодом суток

| Световой режим в течение суток | Фотосинтез, мг абс. сух. веса/дм² за сутки | | |
|---|---|---|---|
| | перилла масличная | редис салатный | томаты сорта Пушкинский |
| 18 с+6 т | 90 | 142 | 57 |
| 18 с+20 мин. БИКР+ +5 ч. 40 м. т | 35 | 103 | 49 |

На основании изложенного можно сделать следующие выводы.

1. Ближняя инфракрасная радиация ($\lambda$=700—1200 нм с максимумом 730—750 нм) оказывает регулирующее действие на фотосинтез листьев как в составе лучистого потока, содержащего видимый свет, так и при отдельном ее действии; во втором случае сказывается ее последействие.

2. В составе видимого светопотока ближняя инфракрасная радиация значительно увеличивает интенсивность фотосинтеза, что обусловливает эффективность применения ламп накаливания в светокультуре растений.

3. Длительная экспозиция растений в условиях ближней инфракрасной радиации может повышать последующий фотосинтез на свету.

4. Кратковременное облучение листьев или целых растений ближней инфракрасной радиацией, а затем красным светом в условиях 24-часового свето-темнового режима (4 т+3 с+2 т+15 с) после 3-часового светового периода вызывает обратимые изменения фотосинтеза; в противоположном направлении по сравнению с интенсивностью фотосинтеза изменяется активность дыхательных ферментов (пероксидазы и каталазы).

Таким образом, фотосинтез оказывается одним из процессов метаболизма растений, который обратимо регулируется системой фитохрома.

5. Обратимые изменения фотосинтетической активности листьев томатов под влиянием кратковременных воздействий ближней инфракрасной радиации и красного света коррелируют с обратимыми изменениями скорости роста и накопления сухого вещества целыми растениями.

6. Кратковременное действие ближней инфракрасной радиации перед наступлением 6-часовой ночи угнетает фотосинтез листьев.

7. Учитывая приведенные данные, вряд ли можно считать правильным применение термина «физиологически активная радиация» только к области спектра, ограниченной длинами волн 380—710 нм. Границы физиологически активной радиации не только для фотоморфогенеза, но и для фотосинтеза растений простираются далеко за пределы 700 нм.

## ЛИТЕРАТУРА

Бояркин А. Н. (1951). Быстрый метод определения пероксидазы. Биохимия, 16, 4. — Воскресенская Н. П. (1965). Фотосинтез и спектральный состав света. — Воскресенская Н. П. (1975). Принципы фоторегулирования метаболизма растений и регуляторное действие красного и синего света на фотосинтез. В кн.: Фоторегуляция метаболизма и морфогенеза растений. — Глаголева Т. А., О. В. Заленский. (1971). Зависимость фотофосфорилирования интактных клеток *Chlorella pyrenoidosa* Chick. от интенсивности освещения и температуры. В кн.: Биохимия и биофизика фотосинтеза. Иркутск. — Гольд В. М. (1971). Некоторые проблемы специфики действия синей части спектра в процессе фотосинтеза. В кн.: Биохимия и биофизика фотосинтеза. Иркутск. — Дадыкин В. П. (1964). О связи внешних условий с обменом энергии растений Крайнего Севера. Проблемы Севера, 8. — Дадыкин В. П., С. А. Станько. (1957). Внешние условия и усвоение света растениями. Изв. вост. ФАН СССР, 1. — Дадыкин В. П., С. А. Станько, Г. С. Горбунова, З. С. Игумнова. (1957). Об усвоении света растениями в Якутске и Тикси. ДАН СССР, 115, 1. — Данилов А. Н. (1940). Задачи изучения фотосинтеза в отношении прямого и косвенного значения света. Сов. бот., 5—6. — Мошков Б. С. (1966). Выращивание растений при искусственном освещении. — Одуманова-Дунаева Г. А. (1972). О роли фотосинтеза в фотопериодической реакции растений. Бот. ж., 57, 1. — Шлык А. Н., Е. Е. Савченко, Е. М. Станишевская, С. Н. Шевчук, В. И. Гапоненко, О. А. Гаттих. (1966). Роль фитохрома в метаболизме хлорофилла в зеленом растении. ДАН СССР, 171, 6. — Bartoš J., S. Kubin, I. Šetlik. (1960). Dry weight increase of leaf disks as a measure of photosynthesis Biol. plantarum, 2, 3. — Emerson R. (1958). Yield of photosynthesis from simultaneous illumination with pairs of wavelengths. Science, 127, 3305. — Grachem D., M. D. Hatch, C. R. Slack, R. M. Smillie. (1970). Light-induced formation of enzymes of the $C_4$-Dicarboxylic acid pathway of photosynthesis in detached leaves. Phytochemistry, 9, 3. — Grachem D., R. M. Smillie, R. M. Grieve. (1968). Phytochrome as primary photoregulator of the synthesis of Calvin cycle enzymes in etiolated *Pea* seedlings. Nature, 218, 5136. — Mego I. L., A. T. Jagendorf. (1961). Effect of light on growth of Bleck Valentine bean plastides. Biochem. Biophis. acta, 53, 2.— Mumferd F. E., E. L. Jenner. (1971). Catalisis of the phytochrome dark reaction by reducing agents. Biochemistry, 10, 1. — Natr L., J. Gloser. (1967). Carbon dioxide absorbtion and dry wight increase in barley leaf segments. Photosyntethica, 1, 1—2. — Richnovská M., J. Bartoš. (1962). Measurement of samples composed of leaf segments. Biol. plantarum, 4, 2. — Rudolph E. (1965). Untersuchungen über den Einfluss der Photoreaktionssystheme auf die Chlorophillsynthese. Planta (Berl.), 66, 1. — Šetlik I., J. Bartoš, S. Kubin. (1960). Photosynthesis in leaf diske as a measure of photosynthetic capacity in crop plants. Biol. plantarum, 2, 4.

Агрофизический
научно-исследовательский институт,
Ленинград.

Получено 1 VIII 1975.

## SUMMARY

It has been shown that the photosynthesis of differen plants (*Lycopersicum esculentum* Mill., *Brassica carinata* A. Braun, *Triticum vulgare* L., *Perilla ocymoides* L., *Pharbitis nil* Choi.) is regulated by the neighbouring infrared radiation (NIR) with $\lambda$=700—1200 nm (with maximum $\lambda$=730—750 nm). The photosynthesis is increased by NIR in combination with the visible light. For this reason the incandenscent electric lamps are very effective in the growing of plants. The photosynthesis is increased after long-term irradiation of leaves by NIR. The reversible changes of photosynthesis and growth of plants are achieved by short irradiation of leaves by NIR (20 min.), by NIR+red light (5 min.) or by NIR+red light+NIR in the folowing 24-hour regime; 4d+3l+2d+15l (d — darkness, l — light after 3l). Under such conditions the activity of the respiration enzymes (peroxidase and catalase) changes in the direction opposite to thate of photosynthesis. The photosynthesis is depressed by short-term irradiation of leaves by NIR before the 6-hour night. The verges of the physiologically activeradiation are to be extended by using NIR.

УДК 005 : 582.734.3 (47+57)

В. В. Пономаренко

# ВИДОВОЙ СОСТАВ ДИКОРАСТУЩИХ ЯБЛОНЬ СССР И ЦЕНТРЫ ИХ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ [1]

V. V. PONOMARENKO. THE SPECIFIC COMPOSITION OF WILD GROWING APPLE TREES IN THE U.S.S.R. AND CENTERS OF THEIR GENETIC DIVERSITY

Рассматриваются дикорастущие виды рода *Malus*, произрастающие на территории СССР. На основе экспедиционных обследований основных очагов дикорастущих яблонь автор провел таксономическую ревизию всего видового разнообразия, изучил условия их местообитаний и уточнил границы ареалов. У видов яблони отмечены значительные различия в морфологических признаках, биологических особенностях и огромное формовое разнообразие. В настоящее время автохтонными видами рода *Malus* в СССР являются *M. sylvestris*, *M. orientalis*, *M. sieversii*, *M. baccata* и *M. manshurica*. Другие яблони, описанные в качестве самостоятельных видов, мы рассматриваем как разновидности перечисленных видов. На территории СССР автор выделяет 5 центров генетического разнообразия дикорастущих яблонь: Европейский, Кавказский, Среднеазиатский, Восточносибирский и Дальневосточный (Приморский).

Советский Союз занимает одно из первых мест в мире по числу произрастающих видов рода *Malus*, их формовому разнообразию и занимаемым ими площадям. По неполным данным В. Т. Лангенфельда (1970), на территории СССР дикорастущими яблонями занято не менее 500 тыс. га. Яблоня произрастает в Средней Азии, европейской части СССР, на Кавказе, в Сибири и Дальнем Востоке. Широкое географическое распространение дикорастущей яблони способствовало возникновению у нее огромного числа форм. На большой полиморфизм яблони указывали многие ботаники (Паллас, 1773; Ледебур, 1830; Максимович, 1874; Комаров, 1922; Углицких, 1932; Юзепчук, 1939; Федоров Ал., Ан. Федоров, 1949; Васильченко, 1963, и др.).

Количество дикорастущих видов яблони, их формовое разнообразие во флоре СССР недостаточно выяснены. Разные авторы приводят различные данные о числе их видов: 9 (Юзепчук, 1939), 4 (Тарасенко, 1941), 11 (Федоров, Полетико, 1954), 13—18 (Васильченко, 1963), 13 (Никитин В., Бондаренко, 1975).

Известное ранее количество видов яблони значительно увеличилось за счет описания новых видов (Сумневич, 1948; Федоров Ал., Ан. Федоров, 1949; Поляков, 1949; Кудряшев, 1950; Васильченко, 1952) — табл. 1.

Обработка рода *Malus* для «Флоры СССР» (т. IX) была выполнена С. В. Юзепчуком в 1939 г. За истекший период появились новые работы по таксономии, географии, экологии дикорастущих яблонь СССР. Однако в некоторых публикациях содержатся устаревшие или спорные данные. В качестве примера можно привести книгу «Яблоня» (Заец и др., 1975). В главе, посвященной описанию видов яблони, приводятся *M. pumila* и *M. dasyphylla* для южных районов СССР, хотя эти виды там отсутствуют. Вместо общепринятого названия «яблоня Сиверса» указано

[1] Статья написана по материалам доклада автора на XII Международном ботаническом конгрессе (Ленинград, июль 1975 г.).

ТАБЛИЦА 1

Дикорастущие виды *Malus*, описанные для территории СССР

| Вид | Авторы | Год опубликования латинского диагноза | Место описания типа вида |
|---|---|---|---|
| *Malus baccata* (L.) Borkh. — яблоня сибирская (*Pyrus baccata* L.) | К. Линней | 1767 | Бассейн р. Шилки (Восточная Сибирь) |
| *M. praecox* (Pall.) Borkh. — я. ранняя (*P. praecox* Pall.) | П. С. Паллас | 1773 | Бассейны рек Дона, Волги и Самары |
| *M. sieversii* (Ledeb.) M. Roem. — я. Сиверса (*P. sieversii* Ledeb.) | К. Ф. Ледебур | 1830 | Хребет Тарбагатай (Казахстан) |
| *M. manshurica* (Maxim.) Kom. — я. маньчжурская (*P. baccata* var. *manshurica* Maxim.) | К. И. Максимович | 1874 | Приморский край (Дальний Восток) |
| *M. sibirica* (Maxim.) Kom.— я. сибирская (*P. baccata* var. *sibirica* Maxim.) | К. И. Максимович | 1874 | Забайкалье (Восточная Сибирь) |
| *M. niedzwetzkyana* Dieck — я. Недзвецкого | Г. Дик | 1891 | Северный склон Заилийского Алатау (Казахстан) |
| *M. persicifolia* (M. Pop.) Sumn. — я. персиколистная (*M. pumila* var. *persicifolia* M. Pop.) | М. Г. Попов | 1928—1929 | Бассейн р. Пскем, Западный Тянь-Шань (Узбекистан) |
| *M. orientalis* Uglitzk. — я. восточная | А. Н. Углицких | 1932 | Северный Кавказ |
| *M. montana* Uglitzk. — я. горная | А. Н. Углицких | 1932 | Северный Кавказ |
| *M. turkmenorum* Juz. et M. Pop. — я. туркменов | С. В. Юзепчук и М. Г. Попов | 1939 | Горы Копет-Дага (Туркмения) |
| *M. pallasiana* Juz. — я. Палласа | С. В. Юзепчук | 1939 | Забайкалье (Восточная Сибирь) |
| *M. sachalinensis* Juz. — я. сахалинская | С. В. Юзепчук | 1939 | О. Сахалин |
| *M. anisophylla* Sumn. — я. разнолистная | Г. П. Сумневич | 1948 | Бассейн р. Ангрена, Западный Тянь-Шань (Узбекистан) |
| *M. kudrjaschevii* Sumn. — я. Кудряшова | Г. П. Сумневич | 1948 | То же |
| *M. schischkinii* P. Poljak. — я. Шишкина | П. П. Поляков | 1949 | Ущелье Турген, Заилийский Алатау (Казахстан) |
| *M. jarmolenkoi* P. Poljak. — я. Ярмоленко | П. П. Поляков | 1949 | То же |
| *M. kirghisorum* Al. Theod. et Fed. — я. киргизская | Ал. А. Федоров и Ан. А. Федоров | 1949 | Западный Тянь-Шань (Киргизия) |
| *M. hissarica* S. Kudr. — я. гиссарская | С. Н. Кудряшев | 1950 | Бассейн р. Кашка-Дарья, Гиссарский хребет (Узбекистан) |
| *M. linczevskii* P. Poljak. — я. Линчевского | П. П. Поляков | 1950 | Западная часть Таласского Алатау (Казахстан) |
| *M. juzepczukii* Vass. — я. Юзепчука | И. Т. Васильченко | 1952 | Бассейн р. Кугарт, Ферганский хребет (Киргизия) |
| *M. tianschanica* Sumn. — я. тяньшанская | Г. П. Сумневич | 1955 | Бассейн р. Ангрена, Западный Тянь-Шань (Узбекистан) |

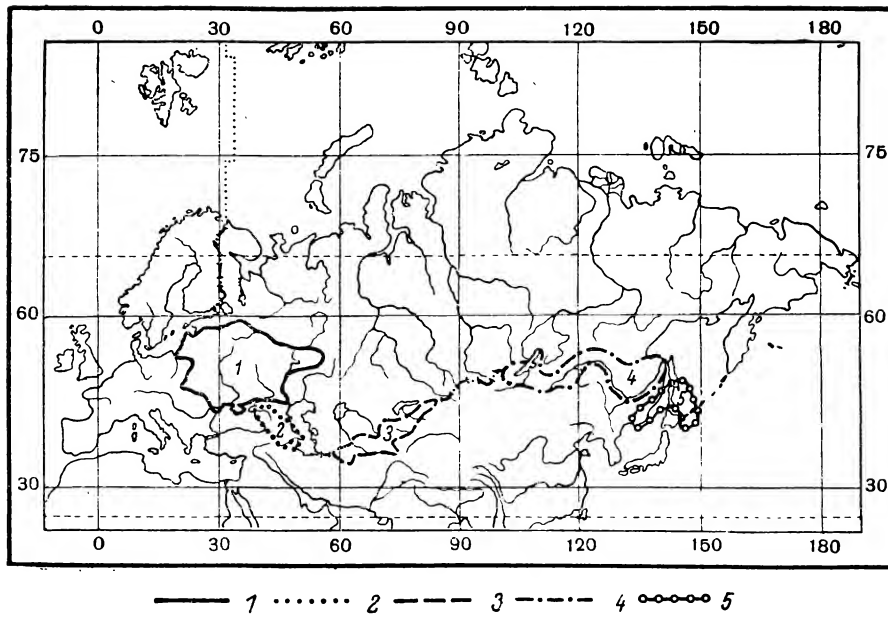



**Рис. 1. Центры генетического разнообразия дикорастущих видов рода *Malus* Mill. в пределах территории СССР.**

*1* — Европейский (*M. sylvestris*), *2* — Кавказский (*M. orientalis*), *3* — Среднеазиатский (*M. sieversii*), *4* — Восточносибирский (*M. baccata*), *5* — Дальневосточный (Приморский — *M. manshurica*).

неправильное «яблоня Алма-атинская», а «яблоня туркменов» неточно названа «туркменской яблоней». В ряде работ (Никитин Г. И., 1959; Соколов, Связева, 1965; Никитин В., Бондаренко, 1975) в список дикорастущих видов СССР неправильно включена яблоня *M. sieboldii* для районов Дальнего Востока.

В последние годы всюду сильно сократился ареал дикорастущих видов яблони и значительно уменьшилось их обилие. Объясняется это главным образом вырубкой лесов, распашкой территорий, устройством пастбищ и т. д., что поставило под угрозу сохранение генофонда видов яблони.

Все это побудило нас провести всестороннее обследование основных массивов дикорастущих яблонь на территории СССР для уточнения границ их ареалов, таксономической ревизии видового состава, выявления очагов наибольшего формового разнообразия и разработки методов их охраны (Пономаренко, 1972а, б, в; 1973; 1974а, б; 1975а, б; 1976).

Основными районами распространения дикорастущих плодовых, в том числе яблони, в СССР являются Кавказ, Средняя Азия, Сибирь и Дальний Восток (Вавилов, 1931). Н. И. Вавилов выделил Кавказский очаг как место наибольшего видового разнообразия плодовых.

В результате экспедиционных обследований дикорастущих яблонь и изучения гербарного материала в научных учреждениях и вузах страны нами выделено на территории СССР 5 центров генетического разнообразия видов *Malus* (рис. 1): Европейский, Кавказский, Среднеазиатский, Восточносибирский и Дальневосточный (Приморский). В этих центрах сосредоточены основные ресурсы дикорастущих яблонь, здесь им свойственны большой полиморфизм, связанный с разнообразием условий их произрастания. На территории каждого центра имеются районы более позднего расселения яблони, места, более благоприятные для ее произрастания, где вид представлен самыми многочисленными популяциями, и менее благоприятные, где яблони встречаются относительно редко.

Выделение центров генетического разнообразия позволяет провести детальную таксономическую ревизию видового состава яблонь и будет



Рис. 2. Дерево *Malus sylvestris* (Курская обл.), Европейский генцентр.

способствовать более рациональному их использованию и охране, в частности в этих центрах.

Изучение центров генетического разнообразия дикорастущих яблонь проведено нами только в пределах территории СССР, хотя эти центры распространяются и на сопредельные страны. В Европейский центр входит также территория Западной Европы, в Кавказский, помимо Кавказа, — северная часть Ирана и Турции, в Среднеазиатский — соседние районы Афганистана и Пакистана, в Восточносибирский — северная Монголия и северные провинции Китая, а в Дальневосточный, помимо советского Дальнего Востока, — восточные провинции Китая, Северная Корея и северная часть Японии.

Перейдем к характеристике центров генетического разнообразия яблонь.

1. Европейский генцентр. Род *Malus* здесь представлен яблоней лесной *M. sylvestris* (L.) Mill. (рис. 1, *1*). Область распространения яблони лесной охватывает среднюю и южную зону европейской части РСФСР, Белоруссию, Украину, в частности Закарпатскую и Крымскую области, Молдавию, Эстонию, Латвию, Литву.

Значительное количество деревьев яблони лесной сохранилось в лесах Белгородской, Воронежской и Курской областей. Здесь наблюдается и ее большое разнообразие по характеру роста, величине и форме листьев, размерам и форме плодов, урожайности, зимостойкости, срокам их созревания. Дикая яблоня встречается по лесным опушкам, в поймах рек, по оврагам, на южных склонах возвышенностей (рис. 2). Она приурочена

к широколиственным и смешанным лесным насаждениям, с ней совместно произрастают лесная груша, дуб, ясень, клен, лещина и другие широколиственные породы.

По мнению ряда авторов, в более южных лесостепных и степных районах *M. sylvestris* замещается так называемой яблоней ранней *M. praecox* (Pall.) Borkh. Эта яблоня описана Палласом в 1773 г. с берегов рек Самары, Волги и Дона. Признаками, отличающими ее от яблони лесной, считали невысокий рост дерева (до 3 м), наличие опушения листьев и чашечки и рано созревающих желтых плодов. В настоящее время некоторые авторы (Лангенфельд, 1970; Лихонос, 1974) считают ее подвидом лесной яблони — *M. sylvestris* ssp. *praecox* (Pall.) Soó.

По нашему мнению, существование указанного подвида, а тем более особого вида *M. praecox* сомнительно. Изучение литературы и гербарного материала, а также наблюдения в природе позволили нам установить, что яблоня с вышеуказанными признаками встречается в пределах почти всего ареала яблони лесной, в Закарпатской обл., в Крымской обл., Молдавии, в Минской обл., Латвии и в некоторых местах центральной полосы европейской части СССР. По данным В. М. Косых (1972), в Крыму произрастает *M. praecox*, которая в более влажных местах достигает 10—12 м высоты, а на сухих щебенистых известковых почвах она низкорослая. В. Т. Лангенфельд (1966) отметил на территории Прибалтики большое разнообразие форм яблонь лесной и ранней, от деревьев 6—10 м высотой до кустарников.

У яблони ранней нет строго определенного ареала, поэтому ее нельзя рассматривать в качестве подвида яблони лесной. В природе *M. sylvestris* свойственна большая изменчивость высоты дерева, степени опушения побегов и листьев, сроков созревания плодов и т. д. На сухих участках она имеет вид невысокого дерева или куста с мелкими листьями, она характеризуется небольшим приростом побегов и более ранним созреванием плодов. Обычно яблоню лесную, произрастающую на сухих участках, и отдожествляют с яблоней ранней.

Аналогичную картину изменчивости вегетативных и генеративных органов в зависимости от условий произрастания и в особенности от степени увлажнения мы наблюдали у других видов яблони. Так, в степной части долины р. Селенга на юге Бурятской АССР яблоня сибирская представлена кустовидными формами. В низовьях же Селенги в районе озера Байкал, где теплее и больше осадков, ее деревья достигают высоты 8—10 м. В горных районах Средней Азии, на сухих склонах яблоня Сиверса имеет вид невысокого деревца с несколькими стволами с мелкими листьями и плодами.

В тех местах, где давно возникла культура яблони, часто происходят спонтанные скрещивания между культурными сортами и дикими формами. Поэтому это увеличивает разнообразие форм в природе, создает пеструю, запутанную картину, что затрудняет диагностику видов яблони.

Яблоню раннюю мы считаем разновидностью яблони лесной — *M. sylvestris* var. *praecox* (Pall.) Ponom. stat. nov. — *Pyrus praecox* Pall. 1784, Fl. ross. 1 : 22. — *M. praecox* (Pall.) Borkh. 1800—1803, Handb. Forst. Bot. 2 : 1271.

2. Кавказский генцентр (по Н. И. Вавилову — Кавказский очаг). Яблоня восточная *M. orientalis* Uglitzk. Вид описан А. Н. Углицких в 1932 г. с Северного Кавказа. Ареал этой яблони в пределах СССР охватывает территорию Кавказа, Краснодарский и Ставропольский край, Карачаево-Черкесскую автономную область, Кабардино-Балкарскую АССР, Осетинскую АССР, Дагестанскую АССР, Грузию, Армению и Азербайджан.

Значительное количество яблонь *M. orientalis* сохранилось в Майкопском районе Краснодарского края и в Тебердинском районе Ставропольского края. Яблоня приурочена к поясам дубово-грабовых и смешанных



Рис. 3. Три дерева *Malus orientalis* на высоте 1500 м над ур. м., долина р. Джамагат (Ставропольский край), Кавказский генцентр.



Рис. 4. Деревья *Malus sieversii* на высоте 2200 м над ур. м. (Памиро-Алай, Таджикская ССР), Среднеазиатский генцентр.

хвойно-широколиственных лесов, а в буковых лесах встречается только по опушкам.

Чистые естественные насаждения яблоня восточная образует редко, встречаясь в виде единичных деревьев или небольшими группами (рис. 3). Произрастает *M. orientalis* на северных и восточных склонах гор на высоте от 300 до 2000 м над ур. м., наиболее обильна в пределах 700—1500 м над ур. м. Эта яблоня мезофильна, она приурочена к районам с достаточным количеством осадков. В природе у нее сильно выражен полиморфизм. От яблони лесной она отличается сильным опушением побегов и листьев и более поздним созреванием плодов, характеризующихся продолжительной лежкостью (Пономаренко, 1975а).

Второй вид, описанный Углицких с Северного Кавказа, — это яблоня горная *M. montana* Uglitzk. Она произрастает на бо́льших высотах, чем яблоня восточная, и отличается меньшими размерами вегетативных и генеративных органов. Изучение этой яблони в природе показало, что нет определенной высотной границы, которая позволила бы достаточно четко отдифференцировать яблоню горную от восточной по размерам листьев и плодов. В зависимости от условий местообитания в различных районах Кавказа наблюдается изменчивость размеров их деревьев, листьев и плодов. Наличие переходных форм между ними не позволяет сколько-нибудь четко отграничить их, в силу чего эти яблони должны быть объединены в один вид под приоритетным названием *M. orientalis.*

3. Среднеазиатский генцентр. Яблоня Сиверса — *M. sieversii* (Ledeb.) M. Roem.

Вид описан К. Ф. Ледебуром в 1830 г. с Тарбагатая (Средняя Азия). Ареал его включает горные районы Казахстана, Киргизии, Таджикистана, Узбекистана и Туркмении. Особенно обильна эта дикорастущая яблоня в западном и северном Тянь-Шане, в Джунгарском Алатау, Памиро-Алае (рис. 4) и Копет-Даге. Этот генцентр является самой высотной областью распространения дикорастущей яблони в нашей стране. В Западном Памире (Бадахшан) по долине р. Пяндж яблоня Сиверса поднимается до 3040 м над ур. м. Больше всего дикорастущих яблонь в пределах 850—2000 м над ур. м. на северных, северо-восточных и северо-западных склонах гор, в горных долинах, на окраинах населенных пунктов. Она произрастает совместно с грецким орехом, кленом туркестанским, алычой, осиной, боярышником, черемухой и др. Яблоня Сиверса ксеромезофильная; для ее хорошего развития нужно достаточное количество влаги, на сухих и неорошаемых участках она растет медленно, образуя кустовидные формы с небольшим приростом и более коротким периодом вегетации. В более влажных местах эта яблоня растет быстрее и достигает 10—12 м высоты.

По разнообразию форм дикорастущей яблони этот генцентр занимает первое место. Даже на небольшом участке трудно найти два дерева с одинаковыми плодами (Федченко, 1915; Попов, 1925). В небольшом ущелье Кондара И. Т. Васильченко (1948) описал 12 форм яблони. А. Д. Джангалиев (1969) выделил в Заилийском Алатау 322 формы, а в Джунгарском — 931. Помологи часто принимали дикорастущие формы яблони Сиверса за культурные сорта, а ботаники описывали их как новые виды. Вместе с тем ряд авторов высказывали сомнение относительно существования ряда самостоятельных среднеазиатских видов яблони (Федоров Ал., 1951; Васильченко, 1963; Жуковский, 1971). Ал. Федоров и Ан. Федоров (1949, с. 218) указали, что «различными авторами описан ряд новых видов яблони, представляющих в большинстве случаев отдельные формы и не имеющих поэтому значения самостоятельных видов». Это можно показать на примере яблони гиссарской *M. hissarica* Kudr. Главным морфологическим признаком для выделения яблони гиссарской в самостоятельный вид послужили мелкие плоды и длинные плодоножки. Детальное изучение этой яблони показало, что ее следует рассматривать

как разновидность яблони Сиверса (Пономаренко, 1976). В природе *M. sieversii* является очень полиморфным видом.

Другим примером может служить яблоня Недзвецкого — *M. niedzwetzkyana* Dieck. Она изредка встречается в некоторых горных районах Средней Азии и имеет повышенное содержание антоциана в коре, листьях, цветках и плодах. В остальном по комплексу морфологических и биологических признаков она не отличается от яблони Сиверса. Яблоня Недзвецкого является спонтанной мутантной формой. Еще С. В. Юзепчук (1939) сомневался в ее видовой самостоятельности. Ф. Д. Лихонос (1974) признал яблоню Недзвецкого разновидностью яблони Сиверса — *M. sieversii* var. *niedzwetzkyana* (Dieck) Likh.

Изучение популяций дикорастущей яблони в различных районах Средней Азии позволило нам установить, что среднеазиатским видом является яблоня *M. sieversii*. Описанные ранее новые виды из Средней Азии не могут считаться самостоятельными, так как они не имеют собственного ареала, представлены небольшим числом особей, зачастую описаны по одному экземпляру, морфологически нечетко выражены. Морфологические различия их по габитусу дерева, по интенсивности роста побегов, по размерам, форме и окраске листьев и плодов обусловлены резко выраженной вертикальной зональностью (обитанием на разных высотах), экспозицией склонов, различиями в температурах и интенсивности инсоляции.

Эти виды рассматриваются нами в качестве разновидностей полиморфного вида *M. sieversii*:

1) *M. sieversii* var. *persicifolia* (M. Pop.) Ponom. stat. nov. — *M. pumila* var. *persicifolia* M. Pop., 1928—1929, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 22 : 432. — *M. persicifolia* (M. Pop.) Sumn. 1948, Бот. матер. Гербария АН Узбекской ССР, XI : 30.

2) *M. sieversii* var. *turkmenorum* (Juz. et M. Pop.) Ponom. stat. nov. — *M. turkmenorum* Juz. et M. Pop. 1939, Флора СССР, 9 : 493.

3) *M. sieversii* var. *kudrjaschevii* (Sumn.) Ponom. stat. nov. — *M. kudrjaschevii* Sumn. 1948, Бот. матер. Гербария АН Узбекской ССР, XI : 31.

4) *M. sieversii* var. *anisophylla* (Sumn.) Ponom. stat. nov. — *M. anisophylla* Sumn. 1948, Бот. матер. Гербария АН Узбекской ССР, XI : 29.

5) *M. sieversii* var. *kirghisorum* (Al. Theod. et Fed.) Ponom. stat. nov. — *M. kirghisorum* Al. Theod. et Fed., 1949, Плодовые леса южной Киргизии и их использование : 220.

6) *M. sieversii* var. *schischkinii* (P. Poljak.) Ponom. stat. nov. — *M. schischkinii* P. Poljak. 1949, Тр. Алма-атинск. гос. заповедника, 7 : 154.

7) *M. sieversii* var. *jarmolenkoi* (P. Poljak.) Ponom. stat. nov. — *M. jarmolenkoi* P. Poljak. 1949, Тр. Алма-атинск. гос. заповедника, 7 : 154.

8) *M. sieversii* var. *linczevskii* (P. Poljak.) Ponom. stat. nov. — *M. linczevskii* P. Poljak. 1950, Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 6 : 55.

9) *M. sieversii* var. *juzepczukii* (Vass.) Ponom. stat. nov. — *M. juzepczukii* Vass. 1952, Матер. Первого всес. совещ. бот. и селекционеров, 2 : 117.

10) *M. sieversii* var. *tianschanica* (Sumn.) Ponom. stat. nov. — *M. tianschanica* Sumn. 1955. Флора Узбекистана, 3 : 281.

4. Восточносибирский генцентр. Яблоня сибирская — *M. baccata* (L.) Borkh.

Вид был описан К. Линнеем в 1767 г. как *Pyrus baccata* по образцу, доставленному с р. Шилки из Забайкалья.

Ареал этого вида охватывает юго-западную часть Забайкалья — Селенгинскую Даурию (Бурятская АССР) и территорию Нерчинской Даурии (Читинская область), на Дальнем Востоке — Хабаровский край и Амурскую область.

Яблоня сибирская произрастает по берегам и островам р. Селенги (рис. 5) и впадающих в нее рек (Уда, Темник, Чикой, Хилок, Джида), а также по берегам рек Шилки, Ингоды, Онона, Нерчи, Амура, Зеи и др.



Рис. 5. Заросли *Malus baccata* на островах в низовье р. Селенги (Бурятская АССР), Восточносибирский генцентр.

Яблоня распространена до северной границы лесостепи. Совместно с ней произрастают тополь, черемуха, ива, боярышник, шиповник, смородина.

Климат в пределах этого генцентра резко континентальный, зима малоснежная, холодная, с абсолютным минимумом —55° и коротким жарким летом с температурой до +40°. Яблоня сибирская является самым морозоустойчивым видом этого рода *Malus* на земном шаре.

К. И. Максимович (1874) расчленил вид *M. baccata* на три географические разновидности. Для территории Восточной Сибири он выделил — var. *sibirica* Maxim. В. Л. Комаров (1922) возвел ее в самостоятельный вид — *M. sibirica* (Maxim.) Kom. С. В. Юзепчук (1939) для этого вида в пределах Восточной Сибири дал новое название — *M. pallasiana* Juz., так как данное В. Л. Комаровым название — *M. sibirica* (Maxim.) Kom. — является более поздним омонимом. Вместе с тем Юзепчук оставил название *M. baccata* для форм, существующих только в культуре, отличающихся большей высотой дерева и более крупными плодами.

В ботанических садах и арборетумах Западной Европы начиная с 90-х годов XIX в. очень усилился интерес к яблоне сибирской из-за ее высокой морозоустойчивости. Основным способом обмена образцами была рассылка семян. Большую роль в распространении яблони сибирской сыграл Петербургский ботанический сад. Н. И. Кичунов (1902) приводит фотографии столетних деревьев *M. baccata*, произраставших в этом саду. Яблоня сибирская хорошо скрещивается с другими видами и с сортами яблони домашней, находящимися поблизости. При семенном размножении дикорастущей яблони изменяются морфологические признаки. У семенного потомства могут быть более крупные плоды и листья. Определенное влияние на ее изменчивость оказывает и изменение почвенных и климатических условий, приемы ухода и т. д. М. Г. Никифоров (1902, с. 226) писал: «Наша сибирка в климате Европейской России изменяет свой наружный вид и дает более крупные ягоды и семена, но по возвращении на родину принимает свой прежний облик». Все это затрудняло определение таксономической принадлежности данной яблони.

Мы считаем, что нет никаких оснований изменять название линнеевского таксона *M. baccata* и заменять более поздними наименованиями.

5. Дальневосточный (Приморский) генцентр. Яблоня маньчжурская — *M. manshurica* (Maxim.) Kom. описана К. И. Максимовичем в 1874 г. как разновидность яблони сибирской — *Pyrus baccata* var. *manshurica* Maxim. В. Л. Комаров (1917) возвел ее в ранг вида.

Генцентр происхождения и разнообразия находится в Китае, на территории СССР проходит его северо-восточная граница; здесь он охватывает южные районы Приморского края, южную часть о. Сахалин и южные Курилы с островками Кунашир и Итуруп.

Яблоня маньчжурская распространена в бассейнах рек Суйфун, Майхе, Лянчиха, Сидими, Монгугай, Супутинка, Раковка и других, а также по побережью Амурского и Уссурийского заливов и островах Залива Петра Великого. Часто встречается она на открытых, хорошо освещенных местах, по речным долинам, на склонах и у подножья сопок, на окраинах населенных пунктов; предпочитает наносные аллювиальные почвы с глубоким и хорошим дренажем. Эта яблоня растет в виде отдельных или нескольких деревьев, реже небольшими группами, но сплошных массивов не образует, встречаясь преимущественно в кедрово-широколиственных лесах. Она произрастает совместно с чозенией, тополем Максимовича, грушей уссурийской, черемухой Маака, орехом маньчжурским, березой черной, сиренью амурской, смородиной черной и т. д.

Климат в районе этого генцентра муссонный, с теплым, влажным и дождливым летом. Яблоня маньчжурская хорошо переносит переувлажнение и кратковременное затопление. У нее отмечена высокая иммунность к грибным заболеваниям. От яблони сибирской она отличается более крупными размерами дерева, плодами и листьями. Молодые побеги и листья опушены, листья в нижней половине, а иногда и по всей поверхности, цельнокрайные (Пономаренко, 1972в).

В этом генцентре произрастает и так называемая яблоня сахалинская *M. sachalinensis* (Kom.) Juz., описанная ранее В. Л. Комаровым как разновидность яблони сибирской *M. baccata* var. *sachalinensis* Kom. С. В. Юзепчук (1939) возвел эту яблоню в ранг вида. Ареал ее на территории СССР включает южную часть о. Сахалин и южные Курилы с островами Кунашир и Итуруп. Яблоня произрастает в прибрежных смешанных лесах, по долинам рек, изредка на побережье Татарского пролива, на окраинах и в самих населенных пунктах (Пономаренко, 1973). Число особей этой яблони незначительно, по морфологии она близка к яблоне маньчжурской. Отличается от нее остропильчато-зубчатым краем листьев.

Мы считаем ее разновидностью яблони маньчжурской *M. manshurica* var. *sachalinensis* (Juz.) Ponom. stat. nov. — *M. sachalinensis* Juz. 1939, Флора СССР, 9 : 372, 493.

На островах Залива Петра Великого произрастает яблоня Жуковского. От яблони маньчжурской она отличается карликовым ростом и приуроченностью к песчано-каменистому субстрату. Теперь мы считаем ее разновидностью яблони маньчжурской *M. manshurica* var. *zhukovskyi* (Ponom.) Ponom. stat. nov. — *M. manshurica* ssp. *zhukovskyi* Ponom. 1972, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 46, 2 : 65.

В литературе встречаются указания на автохтонное произрастание яблони Зибольда *M. sieboldii* (Regel) Rehd. в некоторых районах Дальнего Востока (Никитин Г., 1959; Соколов, Связева, 1965; Никитин В., Бондаренко, 1975). Проведенное нами обследование в этих районах показало, что яблоня Зибольда в дикорастущем состоянии не встречается, а является интродуцированным из Японии видом. Она использовалась как декоративная форма или как слаборослый подвой яблони домашней. В настоящее время одичавшие экземпляры этой яблони изредка встречаются на юге Сахалина (рис. 6) и на южных Курилах (Пономаренко, 1974а).

В заключение приведем обобщенные данные о распространении видов яблони на территории СССР (табл. 2).

Наша страна не имеет себе равных по занимаемым площадям, количеству и разнообразию дикорастущих яблонь. Ни в одной стране мира нет такого внутривидового разнообразия яблонь, обладающих ценными гене-



Рис. 6. Куртина одичавшей яблони *Malus sieboldii* на о. Сахалин (Холмский район), Дальневосточный генцентр.

тическими и биологическими свойствами, имеющими большое научное и практическое применение. В настоящее время первостепенное значение приобретает проблема сохранения уникального природного богатства. Планомерное и всестороннее научное изучение дикорастущих видов яблони нашей страны позволит сохранить и более рационально использовать ее генофонд.

ТАБЛИЦА 2

Распространение дикорастущих видов яблони (*Malus* Mill.) на территории СССР

| Виды | Генцентр | Распространение |
|---|---|---|
| *M. sylvestris* | Европейский | Средняя и южная полосы европейской части РСФСР, Белоруссия, Украина, Молдавия, Эстония, Латвия, Литва. |
| *M. orientalis* | Кавказский | Краснодарский край, Ставропольский край, Кабардино-Балкарская АССР, Грузия, Армения, Азербайджан, Дагестанская АССР, Осетинская АССР, Карачаево-Черкесская автономная обл. |
| *M. sieversii* | Среднеазиатский | Казахстан, Киргизия, Узбекистан, Таджикистан, Туркмения (Джунгарский и Заилийский Алатау, Западный и Северный Тянь-Шань, Памиро-Алай, Центральный и Западный Копет-Даг) |
| *M. baccata* | Восточносибирский | Иркутская обл., Бурятская АССР, Читинская обл., Хабаровский край, Амурская обл. |
| *M. manshurica* | Дальневосточный (Приморский) | Южные районы Приморского края, о. Сахалин, южные Курилы, Кунашир, Итуруп. |

## ЛИТЕРАТУРА

Бахриддинов Н. Б., В. В. Пономаренко. (1977). Высотные границы произрастания *Malus sieversii* (Ledeb.) Roem. Растит. ресурсы, XIII, 1.— Вавилов Н. И. (1931). Дикие родичи плодовых деревьев Азиатской части СССР и Кавказа и проблема происхождения плодовых деревьев. Тр. по прикл. бот., ген. и

сел., 26, 3.— Васильченко И. Т. (1948). Дикая гиссарская яблоня как материал для селекции и гибридизации. Сообщ. Тадж. ФАН СССР, VI.— Васильченко И. Т. (1952). Дикорастущие яблони в Средней Азии. В кн.: Материалы Первого всесоюзного совещания ботаников и селекционеров, II.— Васильченко И. Т. (1963). Новые для культуры виды яблони.— Джангалиев А. Д. (1969). Яблоневые леса Заилийского и Джунгарского Алатау и биологические основы их использования. Автореф. докт. дисс. Л.— Жуковский П. М. (1971). Культурные растения и их сородичи.— Заец В. К. и др. (1975). Яблоня.— Запрягаева В. И. (1964). Дикорастущие плодовые Таджикистана.— Запрягаева В. И. (1975). Род *Malus* Mill. Флора Таджикской ССР, IV.— Кичунов Н. И. (1902). Мелкоплодные яблони. Плодоводство, 4.— Комаров. В. Л. (1917). Тип растительности Южно-Уссурийского края. Тр. почв. бот. экспедиции исследований Азиатской России, 2.— Комаров В. Л. (1922). Краткий очерк растительности Сибири.— Косых В. М. (1972). О таксономии дикорастущей яблони Крыма. Бюлл. Гос. Никитск. бот. сада, 2 (18).— Кудряшев С. Н. (1950). Плодовые Шахрисябза, 1.— Кудряшев С. Н. (1955). Род *Malus* Mill. Флора Узбекистана, III.— Лангенфельд В. Т. (1966). Видовой состав и систематика прибалтийских яблонь. В кн.: Состояние и перспективы развития плодоводства в Прибалтийских республиках и Ленинградской области.— Лангенфельд В. Т. (1970). Род *Malus* Mill. (систематика, география, филогения). Автореф. докт. дисс. Тарту.— (Ледебур К. Ф.) Ledebour C. F. (1830). Flora Altaica, 2.— Лихонос Ф. Д. (1974). Обзор видов в роде *Malus* Mill. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 52, 3.— (Максимович К. И.) Maximowicz C. I. (1874). Diagnoses plantarum novarum Japoniae et Mandshuriae. Bull. Acad. Sci. St.-Petersb., 19.— Никитин В. В., О. Н. Бондаренко. (1975). Дикие сородичи культурных растений и их распространение на территории СССР.— Никитин Г. И. (1959). Яблоня Зибольда. Сад и огород, 7.— Никифоров М. Г. (1902). Сибирская яблоня и ее разновидности. Плодоводство, 4.— (Паллас П. С.) Pallas P. S. (1773). Reise durch verschiedene Provinzen des Russisches Reichs, II. St.-Petersb.— Поляков П. П. (1949). Дополнение к древесно-кустарниковой флоре Заилийского Алатау. Тр. Алма-атинск. гос. заповедника, VII.— Поляков П. П. (1950). Новые виды растений горного Казахстана. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 6.— Пономаренко В. В. (1972а). Сибирская ягодная яблоня в Забайкалье. Растит. ресурсы, VIII, 1.— Пономаренко В. В. (1972б). Новый подвид маньчжурской яблони. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 46, 2.— Пономаренко В. В. (1972в). Систематическое положение *Malus manshurica* (Maxim.) Kom. Бот. ж., 57, 10.— Пономаренко В. В. (1973). Ботанико-географические и таксономические данные о *Malus sachalinensis* (Kom.) Juz. Бот. ж., 58, 11.— Пономаренко В. В. (1974а). К интродукции *Malus sieboldii* (Reg.) Rehd. на Сахалине. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 93.— Пономаренко В. В. (1974б). О таксономии и географии некоторых видов яблони. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 52, 3.— Пономаренко В. В. (1975а). Материалы к познанию яблонь Кавказа. Бот. ж., 60, 1.— Пономаренко В. В. (1975б). Что такое *Malus pumila* Mill.? Бот. ж., 60, 11.— Пономаренко В. В. (1976). Существует ли вид *Malus hissarica* Kudr.? Бот. ж., 61, 7.— Попов М. Г. (1925). Краткий очерк растительности Таджикистана. В кн.: Таджикистан.— Попов М. Г. 1928—1929). Дикие плодовые деревья и кустарники Средней Азии. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 22, 3.— Соколов С. Я., О. А. Связева. (1965). География древесных растений СССР. Деревья и кустарники СССР, VII.— Сумневич Г. П. 1948). Новые виды яблони Западного Тянь-Шаня. Бот. матер. Герб. Инст. бот. и зоол. АН Узб.ССР, XI.— Тарасенко Г. Г. (1941). Яблоня.— Углицких А. Н. (1932). Элементы методики морфологического распознавания диких яблонь. Тр. Северо-Кавказск. инст. спец. техн. культур, 1.— Федоров Ал. А. (1951). Некоторые среднеазиатские виды яблони как материал для селекции и гибридизации. В кн.: Материалы Первого всесоюзного совещания ботаников и селекционеров, 1.— Федоров Ал. А., О. М. Полетико. (1954). Род *Malus* Mill. Деревья и кустарники СССР, III.— Федоров Ал. А., Ан. А. Федоров. (1949). Яблоня Южной Киргизии. В кн.: Плодовые леса южной Киргизии и их использование.— Федченко Б. А. (1915). Растительность Туркестана.— Юзепчук С. В. (1939). Род *Malus* Mill. Флора СССР, IX.— Linné C. (1767). Mantissa plantarum. Holmiae.

Всесоюзный
институт растениеводства,
Ленинград.

Получено 30 XII 1976.

---

## SUMMARY

The wild species of the genus *Malus* growing on the territory of the U.S.S.R. are examined. Basing on the results of expeditional exploration of main areas of wild-growing apple-trees the author undertook the taxonomic revision of the whole specific diversity, studied the conditions of their habitats, defined more accurately the borders of areas. At present the autochthonous species of the *Malus* genus in the U.S.S.R. are the following: *M. sylvestris*, *M. orientalis*, *M. sieversii*, *M. baccata* and *M. manshurica*. On the territory of the country the author isolated 5 centres of genetic diversity of wild apple-trees: the European, Caucasus. Middle-Asiatic, East-Siberian and Far Eastern (Primorie).

УДК 518.9(571.65/.66)

Б. А. Юрцев

# НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ БОТАНИЧЕСКОЙ ГЕОГРАФИИ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

B. A. YURTSEV. ON SOME QUESTIONS OF PHYTOGEOGRAPHY OF NORTHEASTERN ASIA

В 1974 г. вышла в свет моя книга, посвященная проблемам ботанической географии Северо-Восточной Азии (Юрцев, 1974б). Я писал ее в разгар все расширяющихся коллективных работ на Северо-Востоке, и главный смысл ее публикации заключался в том, чтобы на основе накопленных знаний построить гипотезы для дальнейшей апробации.

За год с момента выхода книги были опубликованы три рецензии на нее (Малышев, 1975; Major, 1975; Кожевников, 1975).[1] В первых двух рецензиях основное внимание уделено общему прогрессу в познании закономерностей географии и истории растительного покрова Северо-Восточной Азии, нашедшему отражение на страницах этой работы; в них обсуждается ряд общих и частных положений книги, в том числе и дискуссионных. Так, в рецензии Д. Мэйджера подчеркивается различие между нашей схемой флористического районирования Арктики (см. также: Юрцев и др., 1976) и схемой Янга (Young, 1971); в последней выделены флористические зоны, но не даны их долготные подразделения, в нашей же, напротив, подчеркнуты долготные различия, так что обе схемы дополняют одна другую. Л. И. Малышев справедливо отмечает, что в моей книге значение Берингии как арены миграций показано полнее, чем ее роль как очага видообразования. Детальное освещение этого вопроса возможно лишь на базе географо-генетического анализа флоры Берингийского сектора, что явится задачей будущего.

Третья рецензия (Кожевников, 1975) по содержанию и стилю составляет контраст с двумя первыми. Из множества критических замечаний, приведенных в рецензии, я могу согласиться лишь с сожалением о том, что в книге слишком кратко освещены природные условия Северо-Востока. Большинство замечаний — частные негативные утверждения или контрутверждения, не подкрепляемые конкретной фактической аргументацией и потому едва ли заслуживающие обсуждения до публикации исходных данных этого автора. Сюда относятся и расхождения в «толковании» современной физико-географической обстановки на Чукотке. Значительная часть замечаний содержит передержки, о чем будет сказано ниже. Более обстоятельно в рецензии и в других публикациях ее автора (Кожевников, 1973а, 1976) затронуты три вопроса: 1) о кальцефилии растений Северо-Востока; 2) о месте переходной полосы в районировании Чукотки; 3) о степных сообществах Северо-Востока. Считаю целесообразным вернуться здесь

[1] Мне кажется неудачным то, что рецензии Л. И. Малышева и Ю. П. Кожевникова, написанные независимо, противоположные по выводам и стилю, в «Ботаническом журнале» помещены под одним заголовком, что может создать иллюзию единой рецензии.

к рассмотрению двух первых вопросов, чтобы в ходе критического анализа обсудить подходы к исследованию природы кальцефилии в северных областях и к фитогеографической трактовке переходных зон.

## 1. К вопросу о кальцефилии растений Северо-Восточной Азии

На первый взгляд, вопрос этот — чисто экологический; однако он теснейшим образом связан с объяснением географического распространения и взаимодействия разных флористических групп в настоящем и прошлом. В упомянутой рецензии Ю. П. Кожевникова (1975) на мою книгу на с. 1656 читаем: «о геохимических особенностях некарбонатных элементарных ландшафтов автор рассуждает, не основываясь на конкретных данных; поэтому явление кальцефилии толкуется неправомерно расширенно. По нашим данным, подавляющее большинство предполагаемых кальцефитов являются в сущности ацидофобами. Эти растения селятся на западе Чукотского полуострова в интервале pH 6—8, т. е. в более или менее нейтральной среде. А нейтральная среда создается в основном не за счет кальцификации субстратов (хотя это тоже бывает), а вследствие выноса любых растворенных соединений талыми водами снежников и мерзлоты, которые практически дистиллированы. Карбонаты здесь большей частью ни при чем, хотя там, где они имеются, ацидофобы, естественно, становятся кальцефитами». Ниже эти вопросы обсуждаются с учетом опубликованных несколько позднее материалов Кожевникова (1976).

Представление о кальцефилии возникло на основе наблюдений над распространением растений на разных почвообразующих породах (а также на основе практики выращивания растений) и означает ту или иную степень приуроченности вида к субстратам, богатым кальцием, а также положительную реакцию вида на данный субстрат. В качестве эталонов используются почвы, развитые на карбонатах кальция (известняки, мраморы, кальциты и т. д.). Однако и на основных или средних силикатных породах и их рыхлых дериватах, а также на известковистых песчаниках и сланцах в определенных местоположениях (где имеется тенденция к повышению содержания кальция в субстрате) могут формироваться почвы, богатые известью. На подобных участках набор видов может практически не отличаться от такового на карбонатных породах, т. е. в основном состоять из кальцефитов (кальцефильных растений, кальцефилов).

При данном подходе к выявлению кальцефитов не уточняются причины тяготения вида к известнякам или богатым известью почвам, развитым на некарбонатных породах; тем не менее понятие «кальцефит (кальцефил)» неоднократно доказывало свою ценность в практике флористических, фитогеографических и геоботанических исследований.

По степени приуроченности видов к субстратам, обогащенным кальцием, различают три категории: облигатные кальцефиты (не встречающиеся на бедных кальцием субстратах), факультативные кальцефиты (иногда встречающиеся на последних, но более обычные и «процветающие» на карбонатных субстратах) и кальцефобы (облигатные и факультативные), избегающие богатых известью почв. Калькареофитами Кожевников (1973б) предложил называть растения, приуроченные именно к карбонатным (а не к любым основным) горным породам; это — разновидность облигатных кальцефитов.

Для познания более тонких закономерностей распределения кальцефилов и для выяснения условий, при которых было возможно в прошлом их расселение через территории, лишенные выходов карбонатных или основных пород, очень важно выяснить причины тяготения тех или иных видов к богатым известью субстратам, а также степень специфичности положительных функций кальция. Ниже некоторые из этих функций перечислены на основе литературных данных (в основном: Сытник и др., 1972).

1) Влияние кальция на физико-химические и биологические особенности почвы: а) он (при значительной концентрации) обусловливает опти-

мальную структуру почвы (создание устойчивых органо-минеральных агрегатов); б) существенно увеличивает емкость поглощения почвы; в составе поглощенных оснований легко обменивается на $K^+$- и $NH_4^+$-ионы; в) нейтрализует вредную кислотность почвы, обеспечивает ее буферность против подкисления; г) способствует нитрификации аммиака, закреплению в почве анионов фосфорной, угольной, серной кислот (при определенных условиях); д) обеспечивает буферность почв также против сильного подщелачивания: ограниченно растворимый в воде карбонат Са в растворах обычно представлен бикарбонатом Са, диссоциированным на ионы $Ca^{++}$ и $HCO_3^-$ и поддерживающим (как соль слабой и нестойкой кислоты и несильного основания) реакцию раствора от слабокислой до слабощелочной (pH обычно не больше 8 — Роде, 1955); е) высокое содержание кальция в породе существенно влияет и на физические свойства субстрата: благоприятствует быстрому разрушению породы, обогащенности элювия и делювия мелкоземом, «смягчению» положительных и образованию отрицательных форм рельефа (лишь более устойчивые разности — мраморы, доломиты — нередко формируют скальные обрывы и останцы); с известняками связаны явления эрозии, карста, иссушение склонов и вершин, в тундровой зоне — интенсивное развитие солифлюкции, образование голых пятен и т. д.

2) Прямое физиологическое значение кальция: а) почвенный кальций способствует дополнительному поглощению анионов; б) он нейтрален по отношению к всасывающим корням в противоположность $H^+$-иону; в) кальций влияет на проницаемость клеточных мембран (в частности плазмалеммы клеток всасывающих корней) для диффузии одновалентных катионов ($K^+$ и др.); г) играет важную роль в механизмах активного поглощения клеткой и транспорта одновалентных катионов, активируя АТФ-азы со сродством к определенным катионам («ионные насосы» — см. Сытник и др., 1972; Вахмистров, Мазель, 1973); д) участвует в механизмах быстрой регуляции деятельности ферментных и других белков через воздействие на конформационное состояние белковых макромолекул и т. д.

3) Высокое содержание кальция в почве дает перевес не только облигатным, но и факультативным кальцефитам в конкуренции с факультативными кальцефобами, к числу которых относятся очень многие олиготрофные кустарнички и кустарники, мхи и лишайники Гипоарктики.

Далеко не все перечисленные значения кальция для растений специфичны для него; однако это не дает оснований считать растения, для которых особенно важны, например, физические особенности карбонатных субстратов или циркумнейтральная реакция почвы, псевдокальцефитами; правильнее говорить о той или иной степени (факультативной) кальцефилии и о ее конкретных причинах и формах.

Наиболее близок к кальцию по своему значению для растений и почвообразования другой двухвалентный металл — магний; однако запасы кальция в коре выветривания и в почвах умеренных и холодных областей в целом намного выше. Наблюдения на засоленных субстратах морских побережий Чукотки и на своеобразных солончаках в окрестностях подземных термальных источников, где ионный состав солей существенно иной, нежели на известняках, показывают, что большинство кальцефитов не является галофилами, в частности не селится на известняковых скалах прибойной полосы.

Из сказанного ясно, что для глубокого понимания явления кальцефилии необходима постановка комплексных исследований на специально оборудованных стационарах. Для предварительной же ориентировки и планирования подобных работ целесообразно провести сравнительные почвенно-геоботанические исследования на кислых, основных и карбонатных субстратах; такие работы начаты нами на Чукотке и северо-востоке Якутии в 1975 г.

В работе Ю. П. Кожевникова (1976) сделана попытка объяснить природу кальцефилии растений Чукотки с помощью определения pH субстрата и реакции вскипания, показывающей присутствие свободных карбо-

натов. Лишь из последней фразы в выводах статьи мы узнаем, что автор ее определял pH с помощью жидкостного универсального индикатора РКС, т. е. применял наименее точный метод (точность порядка единиц pH). При этом, как становится ясно при внимательном чтении статьи, определялся не pH почвы (который принято выражать через pH почвенной суспензии), а pH гравитационной почвенной воды («выжимки», по терминологии Кожевникова), но еще чаще — pH лужиц на поверхности субстрата, pH тундровых водоемов, ручьев и рек. По сообщению почвоведов В. О. Таргульяна и И. А. Соколова, pH почвенной воды обычно заметно выше pH почвы (=pH почвенной суспензии), причем pH свободно перемещающейся воды существенно отличается от pH растворов, заполняющих почвенные капилляры. Концентрация $Ca^{++}$- и $NH_4^+$-ионов в тундровых водоемах и ручьях, дренирующих карбонатные ландшафты приморской низменности арктической Аляски (Prudhoe Bay), со времени активного снеготаяния и до конца лета увеличивается в 2—5 раз, причем в дождливые годы — слабее (Douglas, Bilgin, 1975). Строго говоря, Кожевников не проводил определения pH почв, и из его «выборочных примеров» трудно сделать какие-либо определенные выводы. Не устанавливал он и содержания $Ca^{++}$-ионов в почвенном растворе и поглощающем комплексе почвы.

В своих рассуждениях о природе кальцефилии растений Чукотки Кожевников (1976) исходит из ряда неверных посылок. Так, на с. 155 высказана как предположение, а на с. 158 повторена как утверждение мысль о том, что кальций-ионы, адсорбированные поглощающим комплексом почвы, недоступны растениям. Это представление расходится с данными современной физиологии минерального питания растений (см. Сытник и др., 1972, с. 58, 59, 69, 75—79, 86—87 и др.) и почвоведения, согласно которым поглощенные катионы оснований, находящиеся во внешнем, диффузном, слое мицелл коллоидных частиц почвы, легко обмениваются на катионы не только почвенного раствора, но и контактирующих с ними других коллоидных частиц, а также на катионы обладающих коллоидными свойствами клеточных стенок корневых волосков и других клеток эпидермы корня; через коллоидные растворы «свободного пространства» эпидермы и коровой части корня катионы (и анионы) легко перемещаются вплоть до эндодермы, где переходят в цитоплазму при помощи различных физико-химических и физиологических механизмов (Сытник и др., 1972; Вахмистров, Мазель, 1973); здесь работают «ионные насосы», действие которых избирательно и обратимо. «Пространственное расположение поверхностных клеток корня и почвенных частиц настолько тесное, что они по существу образуют единую коллоидную систему. . . Поступление катионов из адсорбционно связанного состояния идет в обмен на выделяемые клеткой ионы водорода. Имея источником питания сорбированные средой ионы, растения могут нормально развиваться, однако для лучшего развития необходимо дополнительное питание из раствора» (Сытник и др., 1972, с. 79). Но из этого следует, что разные горизонты почвы, различающиеся по емкости поглощения и степени насыщенности поглощающего комплекса основаниями, должны столь же существенно различаться как среда для корней, и одно это может объяснить сосуществование на участке с резко дифференцированным профилем почвы эутрофных и олиготрофных растений. Так, на Западном Таймыре (Игнатенко, 1971, с. 61, табл. 2) в пределах одного почвенного профиля pH может изменяться от 5.0 до 8.7, от 4.8 до 7.4 и т. д. (разрезы 888 и 892 — разные элементы нанорельефа плакорной бугорковатой дриадово-осоково-моховой тундры; почва тундровая перегнойно-глеевая пропитанно-гумусовая, развитая на древних морских суглинках). В этих и многих других разрезах наибольший запас обменного Ca и Mg содержат верхние, органогенный и гумусовый горизонты, где pH самый низкий, а ненасыщенность самая высокая (до 27%). Это объясняется тем, что основу поглощающего комплекса здесь образуют органические вещества, в частности гумусовые кислоты. Прямая зависимость между содержанием в почве органического вещества и растворимых солей, а также катионов оснований показана для болотистой при-

морской низменности арктической Аляски, где почвы сформированы на карбонатном древнем аллювии и лёссе (Douglas, Bilgin, 1975, fig. 1, 2). Ясно, что при определении почвенной кислотности нельзя ограничиться установлением pH какого-либо одного горизонта почвы; для выяснения же отношения растений к содержанию $H^+$- и $Ca^{++}$-ионов следует учитывать распределение всасывающих корней того или иного вида по почвенным горизонтам.

Другая неверная посылка — допущение отсутствия кальция в некарбонатных моренных и морских отложениях низменностей Чукотки и об индикационном значении ерника и других олиготрофных кустарничков как показателей отсутствия кальция в почве (напомню, что содержание кальция в почве Кожевниковым не определялось). «Наконец, кальций может не быть изначально; его отсутствие индицируется гипоарктическими кустарничками, устойчиво избегающими кальциевого влияния, что установлено на известняках (гипоарктические кустарнички являются более надежными индикаторами отсутствия почвенного кальция, чем «кальцефиты» — его присутствия)» (Кожевников, 1976, с. 158). Известно, что морские и ледниковые отложения (некарбонатные варианты) представляют вторичные дериваты преимущественно силикатных пород, обычно включающих богатые основаниями минералы полевых шпатов и слюд (например плагиоклазы, биотиты). Основными источниками их являются расположенные здесь же или в соседних районах выходы твердых коренных пород. Выходы разнообразных пород, содержащих кальций, весьма обычны непосредственно к югу от Ванкаремской низменности; среди них и выходы известняков, посещенные Кожевниковым. В холодных гумидных областях освобождение оснований из первичных минералов происходит замедленно — отсюда устойчивость внутреннего резерва оснований минеральных горизонтов почвы; кальций-содержащие минералы разрушаются легче, чем устойчивые щелочные минералы (с K, Na,), подкисление среды несколько ускоряет процесс перехода оснований в раствор. Другой источник оснований — минеральная пыль атмосферы, ассимилируемая лишайниками и мхами (биогенная концентрация элементов). Ca — необходимый компонент живой «фитомассы», даже олиготрофные сфагны верховых торфяников содержат свыше 0.5 т Ca на гектар (Юрцев, 1966); еще выше содержание кальция в тканях цветковых растений, в том числе у видов березок секции *Nanae* (Кормовая характеристика растений Крайнего Севера СССР, 1964; Рахманина и др., 1967). В раствор и в поглощающий комплекс почвы кальций может попадать и в результате прямого вымывания из листьев и из опада жидкими осадками и поверхностным стоком, а также в ходе разложения отмерших частей растений, наконец, в результате внутрипочвенного стока; значительная часть его вновь вовлекается в биологический круговорот.

Поэтому присутствие ерника и других олиготрофных кустарников и кустарничков говорит не об отсутствии кальция, а лишь о несколько пониженном его содержании в почве и об ее кислой реакции. Так, в заболоченной ивнячково-пушицево-моховой полигональной тундре низовий р. Тареи (Таймыр, подзона северных гипоарктических тундр — Игнатенко, 1971, табл. 13, разрезы 1000 и 1001) на приподнятых участках с куртинами *Betula nana* (pH 5—6 в торфянистом горизонте и 4.7 — в глеевом $G_h$) под куртиной ерника установлена наиболее высокая концентрация обменного $Ca^{++}$ (16.9 мг-экв./100 г почвы в $A_0$, 11.2 — в $A_т$, 4.2 — в $G_h$), что этот автор объясняет повышенной зольностью опада березки. В «карбонатных мерзлотно-таежных ландшафтах» северной, центральной и южной Якутии *Betula exilis* и *B. middendorffii* весьма обычны на известняках, перекрытых здесь органогенным торфянисто-перегнойным горизонтом, с которым в значительной степени связаны корневые системы олиготрофных (микотрофных) кустарников и кустарничков; здесь же растут эутрофные виды трав и кустарничков, отсутствующие на кислых горных породах. Согласно данным по северной Норвегии (Coombe, White, 1951), количество облигатных кальцефобов здесь невелико, ни один из гипоаркти-

ческих кустарников и кустарничков не входит в их число. На востоке Чукотского полуострова, как и на севере Аляски (Murray D., B. Murray, 1975), *Eriophorum vaginatum* местами образует на карбонатных делювии и аллювии кочкарные тундры с кальцефитами, на Чукотке в них встречается и морошка; андромеда же и голубица довольно часто ассоциируются с кальцефитами.

Для объяснения присутствия «кальцефитов» и других эутрофных растений там, где, по его мнению, кальция быть не может («индикация ацидофитами»), Кожевников выдвигает очень странную гипотезу, считая, что для большинства кальцефитов нужна околонейтральная реакция почвы (pH 6—8), но не сам кальций; а такая реакция может достигаться не только нейтрализацией почвенных кислот кальцием («кальцификацией»), но и просто выносом из почвы всех растворимых веществ дистиллированными талыми водами снежников и льдистой мерзлоты. (При этом неверно истолковывается замечание А. И. Перельмана о том, что воды в мерзлотных ландшафтах содержат крайне мало растворенных веществ, что нередко это ультрапресные воды, почти дистиллированные. Это отнюдь не говорит о нейтральной реакции талых вод,[2] хотя при их ничтожной буферности они могут легко насыщаться выносимыми основаниями). Итак, по мнению Кожевникова, растительность окраин снежников эутрофна не потому, что сюда направлен вектор стока с прилежащих склонов, а потому, что все растворимые продукты уносятся талыми водами. Нетрудно убедиться в несостоятельности этой гипотезы. Как показал на массовом материале Гьяревол (Gjaerevoll, 1956) в своей монографии о растительности снежников Скандинавии, реакции почвы здесь (pH почвенной суспензии!) варьирует от сильно- (pH $< 3.5$) до слабокислой на кислых горных породах, и от слабо (иногда умеренно) кислой до слабощелочной (pH до 8.3) — на карбонатных и основных породах; та же закономерность прослеживается и на других местоположениях (вне снежников). Аналогичные данные получены сейчас для снежников Центральной и Восточной Чукотки.

Кроме того, снежники в Арктике (в том числе на Чукотке) распространены почти повсеместно, тогда как кальцефиты нередко отсутствуют на обширных территориях вне районов выходов горных пород, обогащенных кальцием, и их рыхлых дериватов. Особенно обеднена кальцефитами (практически — лишена их) Западная Чукотка к востоку от Чаунской губы, где обнажаются граниты, нижнемеловые песчаники, алевролиты и сланцы (зональная амплитуда — от арктических тундр до северных гипоарктических). Но и в других районах кальцефиты отнюдь не обнаруживают «тяготения» к снежникам.

Вполне очевидно, что талые воды, если они не несут катионов оснований, не могут нейтрализовать кислые почвы. Даже дистиллированная вода содержит $H^+$-ионы (pH 7), способные хотя бы частично вытеснять обменный $Ca^{++}$ из поглощающего комплекса: при этом $Ca^{++}$-ионы выносятся водами из профиля почвы. Дистиллированная вода в контакте с $CO_2$ атмосферы и почвы (концентрация которого в почвенном воздухе может варьировать от 0.003 до 5—6%) приобретает pH от 5.7 до $< 4.7$ (при температуре 18° — Роде, 1955 с. 159, табл. 28); при более низких температурах насыщенность раствора углекислым газом увеличивается. Более сильны и устойчивы органические кислоты, выделяемые растениями или образующиеся при разложении их мертвых частей, а также вымываемые из опада и подстилки; некоторые фракции фульвокислот особенно подвижны и «ультраагрессивны». На снежниках всегда накапливаются «органическая труха» и опад, а талые воды, стекая по мерзлому торфянистому горизонту и подстилке, также обогащаются кислыми продуктами (см. Таргульян, 1963; Соколов, 1976). Все это свидетельствует о необратимом выносе осно-

---

[2] Тот же автор характеризует почвенные воды автономных мерзлотных южнотундровых ландшафтов кислого глеевого класса как «к и с л ы е глеевые у л ь т р а п р е с н ы е гидрокарбонатно-кремнеземные», бурые от растворенных органических веществ (Перельман, 1975, с. 278; разрядка моя,— *Б. Ю.*).

ваний из почвы талыми водами, если только последние в свою очередь не насыщены основаниями, вымытыми с вышележащих частей склонов и водоразделов. Кислая реакция мигрирующих почвенных вод отнюдь не означает отсутствия в них $Ca^{++}$, особенно если выщелачиваются богатые основными минералами породы. Выносимая же из верхних горизонтов почвы кислая органика постоянно возобновляется. Итак, нет других источников нейтрализации почвенной кислотности, чем катионы оснований, среди которых ведущая роль принадлежит $Ca^{++}$. Потребность же растений в нем может удовлетворяться как из местных ресурсов почвы, так и из транзитных растворов, причем имеют значение не только содержание в них $Ca^{++}$, но также объем стока и скорость миграции растворов. Отсюда для понимания распределения кальцефитов в «некарбонатных ландшафтах» первостепенное значение приобретает анализ расположения сообществ кальцефитов по отношению к вектору стока; именно таким путем и устанавливается принадлежность участка к тому или иному «элементарному геохимическому ландшафту» (элювиальному, транзитному, транзитно-аккумулятивному и т. д.).[3] Наблюдения в самых различных районах Чукотки в течение 12 полевых сезонов убедили меня в том, что: 1) более или менее «чистые» сообщества кальцефитов (выявленные по многочисленным «карбонатным эталонам») встречаются только в тех районах, где имеются выходы обогащенных кальцием твердых пород (карбонатных и умеренно карбонатных, основных и средних силикатных) и их рыхлые дериваты; 2) на основных и средних силикатных породах эти сообщества всегда приурочены к транзитно-аккумулятивным элементарным ландшафтам; на тех же породах сообщества элювиальных и собственно транзитных ландшафтов (т. е. в области выноса оснований с автономными почвами) близки к растительности, развитой на кислых породах, хотя и отличаются от нее несколько бóльшим флористическим богатством. Только на карбонатных породах практически все типы элементарных ландшафтов несут кальцефитную растительность. Данные о pH-амплитуде кальцефитных сообществ (pH почвенной суспензии!) и о содержании $Ca^{++}$ и $Mg^{++}$ в поглощающем комплексе их почв мы начали накапливать с 1974—1975 гг. и предполагаем опубликовать позднее; собственно кальцефитные сообщества отмечены при $pH > 6.0$.

Из сказанного выше видно, что кальцефиты отнюдь не являются «любителями дистиллированной воды», хотя концентрация $H^+$-ионов в почвах кальцефитных сообществ нередко приближается к таковой в дистиллированной воде ($\pm 1$ порядок!); однако сама нейтральная реакция важна для растений лишь постольку, поскольку она благоприятствует усвоению ценных элементов питания, отсутствующих в дистиллированной воде (согласно ее определению), но, судя по всему, достаточно обильных в растворе и поглощающем комплексе почв кальцефитных сообществ. Околонейтральная реакция карбонатных почв свидетельствует об относительной уравновешенности кислых и щелочных компонентов в растворах, богатых растворимыми соединениями; во многом она обусловлена буферными свойствами бикарбоната Ca (Роде, 1955). Однако индивидуальная амплитуда pH для многих северных кальцефитов часто заметно смещается в сторону кислых значений; это видно даже из сугубо ориентировочных данных Кожевникова по pH «выжимок» и лужиц (минимальный pH 5 для *Cardamine victoris*, *Eritrichium chamissonis* и др.). На севере Норвегии кальцефил *Dryas octopetala* встречается при pH-амплитуде от 3.8 до 8.1, но доми-

---

[3] В моей книге (Юрцев, 1974б), как и в обеих статьях Кожевникова (1975, 1976), ложбины стока, подножья и шлейфы склонов отнесены к транзитным ландшафтам, а вершины и верхние части склонов — к элювиальным. Целесообразнее относить к транзитным ландшафтам верхние и крутые средние части склонов (с автономными почвами), именуя элементарные ландшафты подножий и шлейфов склонов с их полугидроморфными и гидроморфными почвами транзитно-аккумулятивными. М. А. Глазовская (цит. по: Перельман, 1975, с. 111 и 113) предлагает называть ландшафты верхних частей склонов трансэлювиальными, нижних частей склонов и ложбин — элювиально-аккумулятивными.

нирует при амплитуде pH от 5.9 до 8.0 (Coombe, White, 1951), много таких примеров и в монографии Гьяревола. Это говорит о значительной толерантности многих кальцефилов к почвенной кислотности; возможно, последнее имеет место в тех случаях, когда мигрирующие кислые растворы несут достаточное количество катионов Са. Очевидно, многие несомненные кальцефилы холодных гумидных областей вовсе не являются строгими ацидофобами; следует учитывать также возможность экотипической дифференциации ряда таксонов по отношению к кальцию и почвенной кислотности (Gigon, 1971). По данным Гьяревола, pH-амплитуды кальцефильных и кальцефобных ассоциаций снежников Скандинавии, приуроченных соответственно к выходам карбонатных и кислых пород, существенно перекрываются в области значений pH от 5.8—6.5 (максимальных для ацидофилов) до 4.7—5.3 (минимальных для кальцефилов); при этом пики частотной кривой распределения различных ассоциаций кальцефилов лежат в области pH 6.0—6.5, ацидофилов — 5.3—4.7.[4] Аналогичные в ряде отношений данные получены в 1975 г. и для востока Чукотского полуострова. Поэтому одних определений pH явно недостаточно для того, чтобы объяснить различия в распределении кальцефилов и кальцефобов или ацидофилов; как минимум нужны также данные о содержании кальция и других оснований в почве и транзитных растворах. Не раскрыты пока еще также причины небывалого расширения экологической амплитуды многих факультативных арктo-альпийских кальцефитов в «карбонатных ландшафтах» по отношению к режиму увлажнения, ветровому и снеговому режимам (Юрцев, 1974б).

Ю. П. Кожевникову кажется сомнительным высказанное в моей книге положение о том, что на южных степных склонах в континентальных районах Северо-Востока основания накапливаются даже на делювии некарбонатных пород. Однако это всего лишь обобщение теперь уже достаточно многочисленных литературных данных по почвам степных сообществ Северо-Восточной Якутии, развитых на делювии кислых пород (Васьковский, 1960; Наумов, Андреева, 1963; Наумов, 1973; Волховинцер, 1974; Скрябин, Коноровский, 1975, и др.); профиль этих почв обычно полностью насыщен $Ca^{++}$ и $Mg^{++}$, имеется неглубокий карбонатный горизонт, pH гумусового горизонта варьирует от 6.7 до 7.4, pH карбонатного горизонта может достигать 8.9 (с накоплением соды и гипса). В субарктических степных сообществах внутренних перигляциальных районов Юго-Западной Гренландии, где доминанты общие с чукотскими, pH варьирует, по данным Бёхера (Böcher, 1954), от 6.5 до 7.6; в депрессиях рельефа обычны карбонатные солончаки с еще более высокими значениями pH. В этом же районе встречаются многие кальцефиты, например *Carex hepburnii*, *C. bicolor*, *Kobresia simpliciuscula*. Весь район расположен в области архейских кислых пород, поэтому накопление карбонатов здесь связано только с засушливостью климата.

В свете этих данных неубедительно звучат не подкрепленные какими-либо сведениями о почве высказывания Кожевникова (1975, с. 1656) о том, что в резко континентальных районах Чукотки рыхлый материал склонов со степными группировками «не содержит карбонатов, а если содержал их когда-то, то они давно вымыты». К тому же вопрос о содержании кальция и других оснований в почве нельзя сводить к вопросу о «карбонатах».[5]

---

[4] Обратим внимание на то, что «зона оптимума» кальцефилов соответствует «краевой зоне» ацидофилов, и наоборот. С этим вполне согласуются заключения Гигона (Gigon, 1971), проведшего интересные экспериментальные эколого-фитоценологические исследования в ацидофитных и кальцефитных сообществах альпийских лугов Швейцарии. Оказалось, что большинство кальцефильных видов сеслериевых лугов (22 из 29) способно расти на силикатных почвах с pH 4.7—5.6 при отсутствии конкуренции ацидофитов, тогда как большинство ацидофильных компонентов альпийских белоусников (23 из 30) вообще не может произрастать на карбонатных почвах с pH 6.8—7.5. На этом основании Гигон рассматривает карбонатные почвы как широко распространенный крайний экотоп.

[5] Подробнее вопросы экологии и типологии степных сообществ Северо-Востока будут освещены в другой статье.

На основе вышеизложенного попытаемся наметить климатически обусловленные геохимические ситуации, при которых возможно широкое расселение кальцефитов через некарбонатные территории Северо-Востока:

1) Условия повышенной засушливости климата (наиболее вероятные для криоксеротических эпох плейстоцена): преобладание в летнее время восходящих миграций почвенных растворов, накопление карбонатов и других солей в верхних горизонтах почвы даже в элювиальных и транзитных ландшафтах, вторичное перераспределение оснований и солей довольно ограниченным стоком, более интенсивное вблизи окраин горных ледников. Широкие миграции континентальных и индифферентных (к степени «океаничности») кальцефилов, переживание океанических и субокеанических кальцефилов у океанического (более активного) фронта горных ледников (на участках, богатых кальцием).

2) Условия эпох синхронного похолодания и увлажнения климата (начальные этапы ледниковых эпох; эпохи морских трансгрессий, синхронных с общеземным похолоданием климата?): резкое увеличение обводненности ландшафтов, усиление холодного стока при ослаблении продукции агрессивного кислого гумуса гипоарктической олиготрофной растительностью создают предпосылки для расселения океанических и «индифферентных» арктических, арктo-альпийских и гипоарктических кальцефитов преимущественно через транзитно-аккумулятивные ландшафты территорий, где имеются значительные выходы основных и средних пород; в Северо-Восточной Азии такой мощной трассой, соединявшей собственно-карбонатные районы, по-видимому, являлись вулканические нагорья Охотско-Чукотского вулканического пояса и более восточных территорий, где широко распространены эффузивы среднего и основного состава (Геология СССР, т. XXX, 1970).

3) В эпохи потепления климата в конце ледниковых циклов, сопровождавшиеся активизацией гипоарктической и бореально-таежной растительности, расселение кальцефитов могло происходить вдоль интенсивно таявших ледников горных долин и подножий; источником оснований, помимо выходов обогащенных кальцием коренных пород, могли служить также еще не выщелоченные моренные и другие (включая, возможно, и лёссовые) отложения криоксеротического периода (см. выше). В эти переходные фазы могли расселяться разные группы кальцефитов, в том числе и относительно теплолюбивые.

Новые важные материалы о составе кальцефитных комплексов Северо-Анюйского хребта, хребта Черского и низовий р. Пенжины опубликованы недавно в статьях В. В. Петровского и Т. М. Королевой (1975), А. П. Хохрякова (1975), Б. А. Юрцева (1976), С. С. Харкевича и Т. Г. Буч (1976).

## 2. Место во флористическом районировании Чукотки переходной полосы между ее континентальным и океаническим секторами

Этот вопрос вызвал наибольшее число замечаний в рецензии Кожевникова, очевидно потому, что собственные его данные по Чукотской тундре относятся преимущественно к вышеупомянутой переходной полосе и смежным районам. Однако в рецензии не дано ни объективного изложения хотя бы основных моментов моей концепции, ни связного их анализа, ни изложения точки зрения самого рецензента (поэтому тот, кто желает вникнуть в существо вопроса, должен прежде всего обратиться к с. 68—79 моей книги).

Ю. П. Кожевников принимает мои отправные положения — о разделении Чукотской тундры на две подпровинции — Континентальночукотскую и Берингийскочукотскую — и о массовом наложении в переходной полосе между ними краевых частей ареалов видов континентального и океанического склада — «западных» и «восточных».[6] Однако в интерпре-

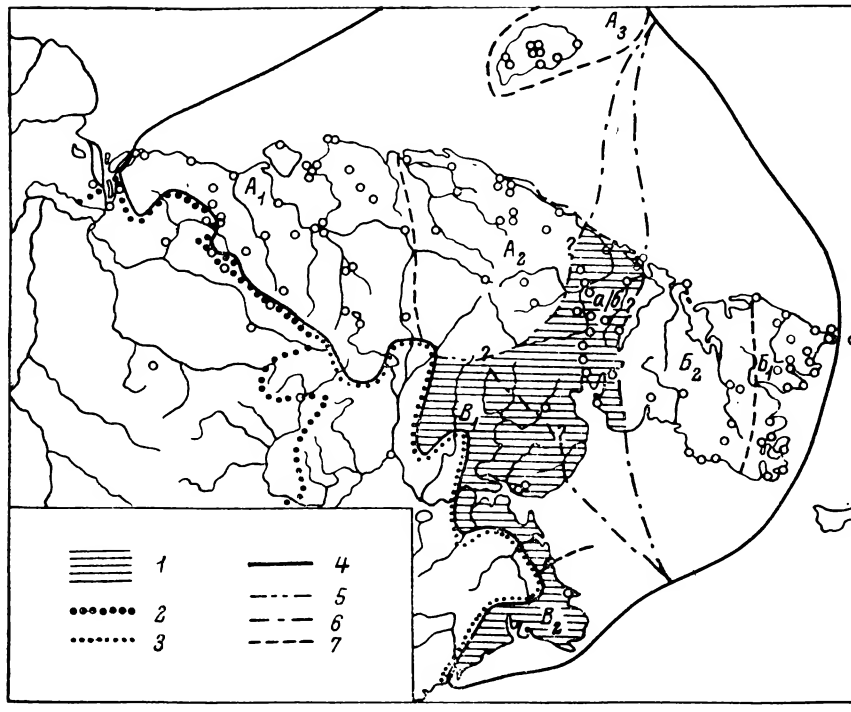
[6] В рецензии Кожевникова высказано сомнение в «оправданности» отграничения Чукотской провинции от Аляскинской (стр. 1656), однако моя точка зрения изло-

тации фактического материала наши точки зрения во многом расходятся. Расхождения можно свести к следующим основным моментам: 1) я выделяю один переходный округ, Кожевников — два: континентальный и субокеанический; 2) я не подчиняю переходный округ ни одной из соседних подпровинций, Кожевников (1973а) оба округа относит к Континентальной флористической подпровинции, вместе с тем, по его мнению, та же территория входит в Берингийскую ботанико-географическую подпровинцию; 3) в деталях отличаются западная и восточная границы переходной полосы в обеих трактовках, что во многом зависит от отсутствия данных по смежным районам (и по многим участкам переходной полосы); 4) существенно отличаются перечни видов, трактуемых в качестве «западных» и «восточных»; иногда одни и те же виды попадают в противоположные группы. Ниже дается анализ этих различий — по тем пунктам (2-му и 4-му), которые обсуждаются в рецензии. По 2-му пункту рецензент высказывается так: «нельзя считать удачной идею о неподчинении переходного Приамгуэмского округа ни одной из смежных подпровинций. . . Такая трактовка не только противоречит принципу ординации классификационных категорий, но и затушевывает историческое значение этой территории» (с. 1655). Могу возразить, что неподчинение переходной фитохории ни одной из соседних представляет сознательно выдвинутый принцип, отражающий природные соотношения и поддающийся достаточно строгой формулировке; обоснование его дается в другой работе (Юрцев, 1977), из которой приведу лишь выдержку: «принципы и правила районирования должны разрабатываться в соответствии с особенностями природных прототипов наших абстрактных схем и моделей. . . В число таких правил целесообразно включить следующие. . . 1) если представители двух флористических комплексов, господствующих каждый в «своей» фитохории и в основном взаимоисключающих друг друга географически и экологически, нормально сосуществуют в некоторой зоне контакта с промежуточными экологическими условиями, то правомерно не подчинять эту зону ни одной из данных фитохорий, но выделять ее в особую (третью), переходную фитохорию, ранг которой будет определяться соотношением в ее флоре признаков переходности и самобытности (но он не может быть выше ранга двух основных фитохорий)». Естественно, что переходные фитохории характеризуются более резкими климатическим и флористическим градиентами, осложненными мозаичностью в распределении экологических условий и флористических комплексов; разделять их на высоком уровне — «резать по живому». Хотя соотношение «антагонистических» комплексов в пределах переходной зоны существенно изменяется в направлении градиента, устойчивое их сосуществование в рамках одних и тех же конкретных флор («совмещение несовместимого») представляет самую яркую качественную характеристику этих флор.

Для флористического районирования очень важно установить направления основных флористических градиентов. На территории Чукотки долготный градиент (отражающий изменения степени континентальности—океаничности климата, секторальное своеобразие природной истории, рельефа и состава горных пород, а также межконтинентальные флористические связи) преобразуется в субдолготный (ЗСЗ—ВЮВ) соответственно простиранию окраины полярного шельфа, северной береговой линии и ориентации многих хребтов Анюйского и Чукотского нагорий. Широтный градиент (отражающий изменение теплообеспеченности при продвижении к северу и к полярному побережью, а также сдвиги в соотношении арктических и более южных высокогорных криофитных комплексов) на Чукотке преобразуется в субширотный (ЮЗ—СВ), что зависит от преимущественной ориентации побережья Берингова моря и гребней многих хребтов (Искатень, Пекульнейский, Рарыткин, горы Корякского побережья и т. д.).

---

жена нарочито упрощенно (ср. Юрцев, 1974б, с. 58—63; 100—104). Более обстоятельно этот вопрос обсуждался в докладе о флористическом районировании Арктики на XII Международном ботаническом конгрессе (ср. также: Юрцев и др., 1976).




Флористические подразделения Чукотской провинции.

Континентальночукотская подпровинция с округами: $A_1$ — Западночукотский, $A_2$ — Центральночукотский, $A_3$ — о. Врангеля; *а/б* — Приамгуэмский переходный округ; Берингийскочукотская подпровинция с округами: $Б_1$ — Крайневосточный, $Б_2$ — Колючинский; Южночукотская подпровинция с округами: $В_1$ — Нижнеанадырский, $В_2$ — Северовосточнокорякский.
*1* — зона массового налегания ареалов представителей континентальных и океанических элементов флоры, *2* — северо-восточная граница таежной зоны, *3* — северная и восточная границы подзоны крупных стлаников, *4* — граница Чукотской провинции, *5* — границы подпровинций, *6* — границы подпровинции и переходного округа, *7* — границы округов. *Белыми кружками* показаны местонахождения изученных конкретных флор (1964—1975 гг.).

Кроме того, по отношению к значительной части Чукотской тундры основной источник «океанизации» климата расположен не на востоке, а на юго-востоке и даже на юге. Этим и определяется общая ориентация полосы массового совмещения континентальных и океанических комплексов; последняя, помимо территории Приамгуэмского округа, включает также весь Нижнеанадырский округ, сугубо условно отнесенный в моей книге к Континентальночукотской подпровинции. В книге четко сказано, что данный округ вместе с Приамгуэмским образует «переходную зону между континентальными и океаническими фитохориями» (с. 90), но вместе с тем «представляет переходную полосу также и между арктическими нагорьями Центральной и Восточной Чукотки и расположенными южнее и юго-западнее субконтинентальными и субокеаническими гольцовыми районами крайнего Северо-Востока» (там же). Об этом в рецензии Кожевникова совсем не упоминается, хотя и отмечено, что «в 1974 г. 26 „восточных“ видов из 49 в списке Юрцева (стр. 74, 83) было найдено нами в окрестностях Анадыря, который входит в Континентальную подпровинцию» (с. 1655). Мною также проведены исследования в 1974 г. (совместно с С. А. Баландиным, А. К. Сытиным и Н. В. Груздевой) на левобережье Анадырского лимана (включая южные отроги хр. Золотого) и у северной оконечности Корякского нагорья (пос. Беринговский); с нашими данными согласуются также результаты сборов и наблюдений А. Н. Полежаева в более южных районах северной части Корякского нагорья (Полежаев и др., 1976) и наблюдения Т. А. Комаровой (личное сообщение) в долине р. Танюрер. Новые материалы подтвердили правильность характеристики флоры Нижнеанадырского округа, приведенной в книге (с. 90) на основе сборов

прежних коллекторов. Выяснено также, что крайняя северо-восточная часть Корякского нагорья, согласно принятым в книге критериям, должна быть исключена из Анадырско-Корякской провинции Бореальной флористической области и включена в Чукотскую провинцию на правах отдельного Северовосточнокорякского округа (со значительной ролью «корякско-камчатских» элементов во флоре). Стало ясно, что Нижнеанадырский и Северовосточнокорякский округа (в пределах Чукотской провинции) должны быть сближены на основании аномально-высокого представительства в их флорах бореальных и притихоокеанских гольцовых, гипоарктических и гипоаркто-монтанных видов и очень большой флористической близости к Анадырско-Корякской провинции; не случайно в ряде схем районирования эти территории не разделены (Толмачев, 1956; Meusel et al., 1965). Выяснено также, что даже крайний северо-восточный выступ Корякского нагорья характеризуется присутствием во флоре довольно многочисленных континентальных или субконтинентальных элементов, не проникающих или едва заходящих на Чукотский полуостров (таких как *Senecio jacuticus*, *Nardosmia gmelinii*, *Juniperus sibirica*, *Dianthus repens*, *Pedicularis villosa*, *P. amoena*, *Erigeron komarovii*, *Aconitum delphinifolium* ssp. *anadyrense*, *Trollius membranostylis*, *Dicentra peregrina* и др.), хотя преобладают виды океанического склада и «индифферентные».

Таким образом, северо-восток Корякии, как и низовья Анадыря, принадлежит переходной полосе флор с повышенной гетерогенностью. Однако в отличие от Приамгуэмского округа флоры обеих этих территорий не являются чисто переходными между флорами континентального и океанического секторов Чукотской тундры, но имеют (в границах Арктической области) многие черты своеобразия, определяемого их тяготением к гольцово-стланиковым территориям Бореальной области. Очевидно, даже при сравнительно небольшом потеплении климата территории обоих южных округов оккупируются ценотически более мощными доминантными комплексами Анадырско-Корякской (бореальной) провинции, что легко читается в современной флоре. Это оправдывает объединение Нижнеанадырского и Северовосточнокорякского округов в отдельную Южночукотскую подпровинцию Чукотской провинции; более подробно эти вопросы будут освещены в другой работе (со списками дифференциальных видов). Проект нового флористического разделения Чукотской провинции изображен на прилагаемой картосхеме (см. рисунок); полоса «смешанных флор» заштрихована. Ясно видно, что территория Южночукотской подпровинции (в отличие от Приамгуэмского округа) не является промежуточной между Берингийскочукотской и Континентальночукотской (или Северочукотской — ср. Толмачев, 1956) подпровинциями, но выдается далеко к югу, отделяя северную часть Анадырско-Корякской провинции от Берингова моря. Климатообразующее воздействие последнего и определяет устойчивые позиции на всей территории переходной зоны растений океанического склада; оно достаточно сильно и в Анадырско-Корякской провинции. Широкое распространение на той же территории континентальных видов объясняется не только историческими причинами (пережитки фазы осушенного шельфа), но и многими континентальными особенностями климата Нижнеанадырской низменности и соседних горных долин, а также наличием благоприятных для континентальных видов мезо- и микроэкотопов в гористых районах. Поэтому для многих западных элементов флоры Чукотской провинции характерно широкое распространение не только в Континентальночукотской подпровинции, но и в Южночукотской, а также в Приамгуэмском переходном округе; соответственно многие восточные элементы флоры Чукотки распространены, помимо Берингийскочукотской провинции, также во всей переходной зоне (например *Calamagrostis arctica*, *Cardamine victoris*, *Potentilla biflora*, *Scirpus maximowiczii*). Между тем Кожевников не относит к «восточному элементу» виды, общие для Чукотского полуострова и низовий Анадыря, на том основании, что низовья Анадыря расположены в более западном долготном интервале, нежели амгуэмо-искатеньская часть переходной зоны; при этом

он не учитывает трансформаций климатического и флористического широтных градиентов на рассматриваемой территории.

Не ограничиваясь констатацией перевеса «западных» видов над «восточными» в переходной полосе (согласно подсчетам Кожевникова, 1973а), этот автор аргументирует отнесение последней к Континентальной Чукотке тем, что, поскольку сейчас имеет место фаза океанизации климата (эпоха морской трансгрессии), при ботанико-географическом районировании мы должны «делать упор» на восточные, океанические, элементы, соответствующие условиям современной эпохи, а при флористическом районировании, напротив, опираться на западные, континентальные, поскольку они отражают условия предшествующей, континентальной, фазы (эпохи осушения шельфа). Я не согласен с тем, что при флористическом районировании мы должны недооценивать отвечающие современным условиям особенности флоры и переоценивать реликтовые: флористическое районирование отличается от некоторых (упрощенных!) видов геоботанического лишь более полным учетом реликтовых элементов, но не тем, что оно придает меньший вес активным элементам. К тому же в прошлом сменилось немало достаточно контрастных ландшафтно-климатических фаз. . . Если мы хотим, чтобы флористическое районирование помогало восстанавливать историю флоры, исторические гипотезы не должны быть заложены в нем изначально как основа выделения и оценки ранга фитохорий, иначе мы придем к «кругу»; флористическое районирование (как и любое другое) должно прежде всего отражать объективные особенности современной дифференциации флоры. Флора любой из прошлых эпох нуждается в своем, вполне самостоятельном районировании.

Я убежден в том, что основой флористического разделения территории должно служить современное распределение видов (и других таксонов) в ее пределах, но не наши гипотезы о направлениях миграций тех или иных видов. Это правило приобретает особое значение в тех случаях, когда распределение вида в пределах территории не соответствует общему типу его ареала; так, многие сибирские или преимущественно сибирские виды на Чукотке ведут себя как представители восточного элемента (Юрцев, 1974б), например *Kobresia sibirica*, до сих пор не найденная в материковой части Континентальночукотской подпровинции (Юрцев, 1974б, рис. 20, *2*). Утверждение, что в переходной полосе она представляет западный элемент (на основе положения геометрического центра ее общего ареала), при районировании Чукотской провинции равносильно заведомо неправильному утверждению о том, что этот вид отсутствует к востоку от переходной полосы и распространен преимущественно в более западных и северо-западных частях Чукотской тундры. Виды же, распространенные только в пределах переходной полосы, являются (с точки зрения задачи флористического разделения Чукотки) дифференциальными только для данной полосы, но не должны «экстраполироваться» ни на собственно континентальные, ни на субокеанические территории.

Наконец, вследствие «размытости» большинства флористических границ мы должны сознавать их условный характер и «не попадать под гипноз» проведенных нами самими линий. При определении флористического тяготения переходной полосы и ее крупных частей важно учитывать не только те виды, которые имеют один из пределов распространения внутри данной полосы или у одной из ее границ, но и те, что проходят через всю эту полосу и несколько заходят на территорию «чужой» фитохории (в моих списках на с. 71—74 они помечены индексом «з»); эти виды важно отличать от тех, которые встречаются и в отдаленных частях «чужой» фитохории, но крайне редки в ней (виды с индексом «$д_1$» в моих списках). Значение видов первой группы для флористического разделения территории лишь немногим уступает таковому строго-дифференциальных (и кодифференциальных) таксонов. Напротив, виды, едва проникающие в пределы переходной полосы (виды с индексом «е» в моих списках: Юрцев, 1974б, с. 71—74), по существу являются дифференциальными лишь для одной из соседних фитохорий.

С учетом всего сказанного вернемся к вопросу о различной оценке мной и Ю. П. Кожевниковым соотношения западных и восточных элементов флоры переходной полосы. В рецензии об этом сказано так: «Нужно отметить пристрастие автора к восточному элементу Чукотской флоры в сравнении с западным. Так, при подсчете западных видов не учтены 24 вида. Напротив, ряд восточных, по Юрцеву, видов проникает и в континентальные районы» (с. 1655; замечу, что такие виды помечены в моих списках индексами «з» или «$д_1$»). Поскольку рецензент не называет «пропущенные» мной виды, я вынужден поделиться результатами сравнения и совместного обсуждения наших списков, в результате которого Кожевников исключил из своих списков западных дифференциальных таксонов 7 видов, 8 видов перевел в группу «западных заходящих» и 5 видов исключил из последней категории. По приведенным соображениям из числа западных дифференциальных таксонов списка Кожевникова следует исключить еще 16 видов, а 3 перевести в группу «западных заходящих»; список последних также должен быть сокращен, причем часть видов по их поведению на Чукотке являются «восточными заходящими» (например *Scirpus maximowiczii*, *Hierochloë odorata*, *Roegneria villosa*, *Trichophorum caespitosum*, *Kobresia sibirica*); *Gentiana auriculata* — восточный дифференциальный вид. Существенно пополнены должны быть списки восточных и «восточных заходящих видов». Конкретный анализ списков Кожевникова будет дан после их публикации.

Что же касается «исторического значения переходной полосы», то я вижу его в том, что в эпохи морских трансгрессий она служила своего рода буфером между собственно-континентальными и субокеаническими районами Чукотской тундры; этому благоприятствовало существование окруженной горами Амгуэмской котловины, тесно связанной артериями ее левобережных притоков с еще более теплыми и сухими котловинами Амгуэмо-Куветского массива. Существенно и то, что здесь и восточнее четвертичные морские отложения вдаются далеко в глубь суши (то же наблюдается и в Нижнеанадырской низменности). К востоку от устья Амгуэмы узкая приморская полоса арктических тундр окончательно выклинивается на материке; как непрерывный зональный контур здесь исчезают и южные гипоарктические тундры [7] — от южного и до северного побережья господствуют северные гипоарктические («типичные»); это свидетельствует о перекрестном влиянии на климат переходной полосы и всего Чукотского полуострова окраинных морей двух океанов (Северного Ледовитого и Тихого) с их существенно различным режимом. Это же, по-видимому, препятствовало облесению полуострова в эпохи «теплых» морских трансгрессий.

---

В заключение приходится констатировать, что значительная часть критических замечаний Ю. П. Кожевникова (1975) основана на недоразумении. Число таких замечаний намного превышает допустимые нормы «случайных погрешностей». Приведу примеры.

1. «Юрцев указывает, что ботанико-географическая система зонального деления Севера дополняет флористическую и геоботаническую и легко может быть согласована с ней. Остается непонятным, почему это не сделано в данной книге» (с. 1654). — Но выделение в пределах тундровой и таежной зон в качестве подразделений I порядка гипоарктических тундр и гипоарктической тайги как раз и есть то согласование, об отсутствии которого сожалеет автор рецензии (см. также Юрцев, 1966).

2. «Нельзя согласиться и с тем, что нивальные виды полосы арктических тундр относятся к интразональному элементу (стр. 19). Распределение этих видов на Чу-

[7] Ю. П. Кожевников (1975, с. 1654) неправ, отрицая обособленность «южнотундрового острова» на правом берегу Амгуэмы (близ горы Паратки); на левом берегу «зональная ситуация» иная. Это инверсия потому, что к югу до самого побережья тянутся северные гипоарктические тундры. Южнотундровая растительность более западных межгорных котловин рек Экитыки, Чанталь и других не образует единого массива с тундрами бассейна Анадыря, но отчасти и существует благодаря тому, что она отделена от них горами (котловинный эффект). Если «ботанико-географическая граница Беринговской Чукотки» оконтуривает южнотундровую растительность межгорных впадин, то непонятно, как последняя может «простираться без перерыва» до долины Амгуэмы, удаленной от этой границы (см. Кожевников, 1973а, рис. 2).

котке подчинено зональным условиям» (с. 1654).— Здесь, очевидно, сказывается незнание того, что понимается в ботанико-географической и общегеографической литературе под термином «интразональный» (интразональные элементы, как и плакорнозональные, могут быть специфичны для одной зоны или части зоны — в отличие от экстразональных, азональных, плюризональных).

3. «Для ботанико-географического обозрения Северо-Востока, предпринятого Юрцевым, было бы более целесообразным выделение и анализ лесотундры, чем деление Гипоарктического пояса на гипоарктическую тайгу и гипоарктические тундры. Все прежние исследователи Северо-Востока считали необходимым рассматривать лесотундру как особую зональную единицу. Поэтому схема ботанико-географического деления Г. Ф. Старикова (1958) более соответствует природным комплексам, чем схема Юрцева (стр. 11, рис. 2)» (с. 1654).— Странно, что Кожевников не разглядел на цитируемой им моей картосхеме того, что я выделяю в пределах Гипоарктического пояса наряду с полосой гипоарктических тундр и полосой гипоарктической тайги также полосу крупных стлаников, в общем совпадающую с «лесотундрой» Старикова. Однако отнесение к лесотундре территорий, почти лишенных лесной растительности (за исключением пойменных рощ древесных *Salicaceae*), я считаю искусственным. Не случайно большинство исследователей Северо-Востока (включая Б. Н. Городкова, В. Б. Сочаву, В. Н. Васильева, А. П. Васьковского, А. Т. Реутт) не считали полосу крупных стлаников лесотундрой вопреки приведенному выше высказыванию Кожевникова.

4. «Северо-Охотская провинция охарактеризована по немногим данным самого автора» (с. 1655).— Эта фраза содержит ошибочное и необоснованное заявление, поскольку я широко использовал опубликованные данные А. П. Хохрякова и его сотрудников, на что в книге сделаны необходимые ссылки.

5. «В 1974 г. нами были осмотрены у ч а с т к и на оз. Эльгыгытгын, к о т о р ы е х а р а к т е р и з у ю т с я Юрцевым как тундро-степные (стр. 19, рис. 3)» (Кожевников, 1975, с. 1655, разрядка моя,— *Б. Ю.*); далее говорится о том, как жалко выглядят здесь четыре «континентальных термоксерофита», и о сомнительности тундростепного характера растительности.— Однако ни на данной картосхеме (рис. 3), ни на более детальной, опубликованной в моей другой статье (Юрцев, 1974а, рис. 4), подробно обсуждаемой в той же рецензии, тундро-степные сообщества совсем не показаны для района оз. Эльгыгытгын, но приводятся (по данным В. В. Петровского и А. Е. Катенина) для р. Комариной в верховьях р. Юрумкувеем, т. е. почти в 100 км к востоку от озера; тем более речь не идет ни о каких конкретных участках вблизи озера.

6. «Юрцев неправ, что более резко флористические различия континентальной и океанической частей Чукотки проявляются в ее южных районах (стр. 88)» (с. 1656); далее говорится о соотношении дифференциальных видов к северу и югу от хр. Искатень и в самом хребте. На с. 88 моей книги читаем: «в б о л е е ю ж н ы х районах Чукотской провинции разница между Континентальным и Центральноберингийским подсекторами проявляется намного более резко, ч е м в р а й о н а х, п р и м ы к а ю щ и х к п о л я р н о́ м у п о б е р е ж ь ю», т. е. сравнивается узкая полоса на севере приморской низменности со всей остальной частью провинции, включая межгорную котловину и горы среднего течения Амгуэмы (всюду разрядка моя,— *Б. Ю.*).

7. «По-видимому, Хультен (Hultén, 1973) прав, считая, что восточную Чукотку и западную Аляску надо рассматривать не как две флористические провинции, но как подпровинции одной провинции» (с. 1656).— Но в цитированной статье Хультена (с. 510) говорится лишь о том, что безлесные районы северной Пацифики имеют очень единообразную флору и потому в отличие от лесных частей Сибири и Америки не могут быть разделены на две флористические провинции; таким образом, Ю. П. Кожевников приписывает Э. А. Хультену свои построения.

Здесь приведены только отдельные примеры подобных «передержек» (смысловых искажений), неверных заявлений и т. д.; даже если причина их — невнимательность, едва ли это извиняет автора публичной рецензии; кажется самоочевидным, что критическое выступление требует подчеркнутой скрупулезности и добросовестности. Вот еще выдержка из заключительного абзаца рецензии: «Здесь затронуты т о л ь к о п р и н ц и п и а л ь н ы е (и д а л е к о н е в с е) н е д о с т а т к и к н и г и. На указание более мелких ботанико-географических погрешностей и неточностей по вопросам флорогенеза нам не хватило места» (с. 1657; разрядка моя,— *Б. Ю.*). Читатель уже мог составить представление о том, что автор рецензии называет «принципиальными недостатками». В этом же отрывке мы встречаем еще один «недозволенный прием»—«критику авансом» (самый легкий способ критики, к тому же позиция критикующего при этом неуязвима). Третий «прием»— тенденциозный отбор негативных моментов вместо объективного освещения точки зрения другого. Создается впечатление, что Ю. П. Кожевников видит свою задачу рецензента не в объективной оценке книги в целом (подводящей некоторые итоги многолетнего цикла коллективных работ), а только в выявлении «существенных недостатков»; к выполнению этой задачи он приступает уже со второго абзаца статьи после двух общих «позитивных» фраз. Во второй из них отмечается, что книга «в какой-то мере ориентирует дальнейшие ботанические и палеогеографические исследования на Северо-Востоке Азии». От раскрытия этого тезиса безусловно зависела бы позитивная ценность рецензии. Однако для конструктивной оценки новых идей, подходов, гипотез в статье рецензента также не нашлось места.

## ЛИТЕРАТУРА

Васьковский А. П. (1960). Географические особенности почв лесной области Крайнего Северо-Востока. Краеведч. зап., 3. Магадан.— Вахмистров Д. Б., Ю. Я. Мазель. (1973). Поглощение и передвижение солей в клетках корня. Итоги науки и техники, Физиология растений, 1.— Волховинцер В. И. (1974). Сухостепные почвы Яно-Оймяконского нагорья. Почвоведение, 4.— Игнатенко И. В. (1971). Почвы основных типов тундровых биогеоценозов Западного Таймыра (на примере стационара Ботанического института АН СССР). В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность.— Кожевников Ю. П. (1973а). Ботанико-географические наблюдения на западе Чукотского полуострова в 1971—1972 гг. Бот. ж., 58, 7.— Кожевников Ю. П. (1973б). Американский элемент во флоре Чукотки. В кн.: Беринги йская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозое.— Кожевников Ю. П. (1975). Б. А. Юрцев. «Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии». 1974 [*Рец.*]. Бот. ж., 60, 11.— Кожевников Ю. П. (1976). Кальцефилия растений на западе Чукотского полуострова. Бот. ж., 61, 2.— Кормовая характеристика растений Крайнего Севера СССР. (1964). Л.— Малышев Л. И. (1975), Б. А. Юрцев. «Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии». 1974. [*Рец.*]. Бот. ж., 60, 11.— Наумов Е. М. (1973). Главные типы генетических почвенных профилей и особенности почвенного покрова таежной зоны Крайнего Северо-Востока. В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР.— Наумов Е. М., А. А. Андреева. (1963). Почвы остепненных склонов Яно-Индигирского нагорья. Почвоведение, 3.— Перельман А. И. (1975). Геохимия ландшафта.— Петровский В. В., Т. М. Королева. (1975). Флористические находки на Западной Чукотке. Бот. ж., 60, 11.— Полежаев А. Н., А. П. Хохряков, А. Н. Беркутенко. (1976). К флоре Беринговского района Магаданской области. Бот. ж., 61, 8.— Рахманина А. Т., А. В. Друзин, Л. А. Знаменская. (1967). Зольный и биохимический состав основных доминантных растений восточноевропейской лесотундры. В кн.: Растительность лесотундры и пути ее освоения.— Роде А. А. (1955). Почвоведение.— Скрябин С. З., А. К. Коноровский. (1975). Растительность и почвы степей среднего течения Индигирки. В кн.: Ботанические материалы по Якутии.— Соколов И. А. (1976). Геохимия автономного ортоэлювиального почвообразования и выветривания в тундролесной зоне плато Путорана. В кн.: Природно-ландшафтные основы развития озер Путораны.— Стариков Г. Ф. (1958). Леса Магаданской области.— Сытник К. М., Н. М. Книга, Л. И. Мусатенко. (1972). Физиология корня.— Таргульян В. О. (1963). Миграция некоторых химических элементов с речными водами горно-таежных районов. Почвоведение, 8.— Таргульян В. О. (1971). Почвообразование и выветривание в холодных гумидных областях.— Толмачев А. И. (1956). К изучению арктической флоры СССР. Бот. ж., 41, 6.— Харкевич С. С., Т. Г. Буч. (1976). Сосудистые растения Северной Корякии. Бот. ж., 61, 8.— Хохряков А. П. (1975). Редкие и новые для Колымского нагорья виды растений. Бот. ж., 60, 10.— Юрцев Б. А. (1966). Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры.— Юрцев Б. А. (1974а). Степные сообщества Чукотской тундры и плейстоценовая «тундростепь». Бот. ж., 59, 4.— Юрцев Б. А. (1974б). Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии.— Юрцев Б. А. (1976). Новые данные по фитогеографии хр. Черского. В кн.: Биологические проблемы Севера, VII симпозиум, Ботаника (тез. докл.).— Юрцев Б. А. (1977). О соотношении арктической и высокогорных субарктических флор. В кн.: Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики.— Юрцев Б. А., А. И. Толмачев, О. В. Ребристая. (1976). Секториальная дифференциация арктической флоры. В кн.: Симпозиум «География полярных стран» (тез.). Л.— Böcher T. W. (1954). Oceanic and continental vegetational complexes in Southwest Greenland.— Coombe D. E., F. White. (1951). Notes on calcicolous communities and peat formation in Norwegian Lappland. J. Ecol., 39, 1.— Douglas L. A., A. Bilgin. (1975). Nutrient regimes of soils, landscapes, lakes and streams. Prudhoe Bay, Alaska. In: Ecological investigation of the tundra biome in the Prudhoe Bay region, Alaska.— Gigon A. (1971). Vergleich alpiner Rasen auf Silikat- und Karbonatboden. Zurich.— Gjaerevoll O. (1956). The plant communities of the Scandinavian snowbeds.— Hultén E. (1973). Supplement to Flora of Alaska and neighboring territories. Bot. Notiser, 126, 4.— Major J. (1975). Beringian phytogeography. Ecology, 56, 3.— Meusel H., E. Jäger, E. Weinert. (1965). Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora.— Murray D. F., B. M. Murray. (1975). Notes on the floristics of tussock tundra at selected sites. In: Ecol. and limnol. reconnaissances from Prudhoe Bay into the Brooks Range, Alaska.— Young S. B. (1971). The vascular flora of St. Lawrence Island with special reference to floristic zonation in the Arctic regions. Contrib. Harvard Univ., 201.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 30 XII 1976.

# МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК (018) 511.1 : 005 : 582.26

С. И. Генкал

## К МЕТОДИКЕ ПОДСЧЕТА НЕКОТОРЫХ ТАКСОНОМИЧЕСКИ ЗНАЧИМЫХ СТРУКТУРНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ СТВОРКИ У ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ СЕМ. *THALASSIOSIRACEAE* LEBOUR EMEND. HASLE *(BACILLARIOPHYTA)*

S. I. GENKAL. ON COUNTING OF SOME TAXONOMICALLY SIGNIFICANT STRUCTURAL ELEMENTS OF VALVES IN THE DIATOM ALGAE OF THE FAMILY *THALASSIOSIRACEAE* LEBOUR EMEND. HASLE (*BACILLARIOPHYTA*)

Рассматриваются наиболее распространенные ошибки в подсчете числа штрихов и ареол на створках диаметром до 20—25 мкм у представителей сем. *Thalassiosiraceae* Lebour emend. Hasle. На основании измерений некоторых параметров створки на 100 негативах, полученных в электронном трансмиссионном микроскопе, и обработки этого материала с помощью биометрических методов предлагается способ точного определения числа штрихов в 10 мкм.

Кютцинг (Kützing, 1844) впервые предложил классификацию диатомей, основанную на форме панциря и структуре створки. Структура створки, видимая в световой микроскоп, представляется в виде точек, штрихов и ребер. Эти структурные элементы на створках у представителей сем. *Thalassiosiraceae* расположены радиально. Одним из основных диагностических признаков является их число в 10 мкм. Однако на створках небольшого диаметра (3—7 мкм) эти элементы в световой микроскоп не видны. В этом случае подсчет структурных элементов и определение видов возможны только с помощью трансмиссионного или сканирующего электронных микроскопов (ТЭМ и СЭМ).

При изучении родов *Stephanodiscus* и *Cyclotella* (сем. *Thalassiosiraceae*) в ТЭМ мы столкнулись с проблемой точного определения числа штрихов или ребер в 10 мкм, особенно у клеток небольшого диаметра. Погрешности измерения, на наш взгляд, обусловлены рядом причин.

1. Створки видов водорослей сем. *Thalassiosiraceae* имеют круглую форму, и определение числа штрихов в 10 мкм производят по хорде (рис. 1), а не по дуге, поэтому чем меньше диаметр створки, тем больше ошибка измерения.

2. На створке у некоторых видов имеются штрихи неравной длины, поэтому некоторые из них не пересекаются хордой измерения (рис. 1, *а*).

3. На створках небольшого диаметра практически замеряют число штрихов в 1, 2, 3 и 5 мкм, а затем полученное число умножают на соответствующий коэффициент для определения числа штрихов в 10 мкм.

4. Штрихи на створке могут распределяться неравномерно (рис. 1, *б*), В этом случае число штрихов, пересекающих хорду измерения, на разных участках створки окажется разным и соответственно результаты измерения будут различаться. Если штрихи на створках одного и того же диаметра распределены равномерно, но с разной частотой (рис. 1, *в*, *г*), то это также влияет на ошибку измерения.

При дальнейшем обсуждении мы будем ссылаться на эти 4 пункта.

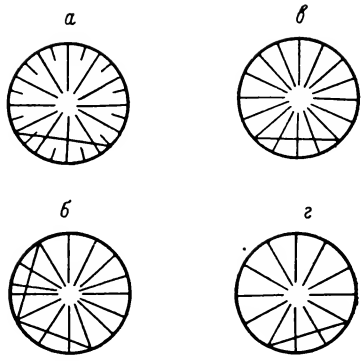



Рис. 1. Схематическое изображение створок (*а—г*), показывающее распределение штрихов на створке и положение хорды измерения.

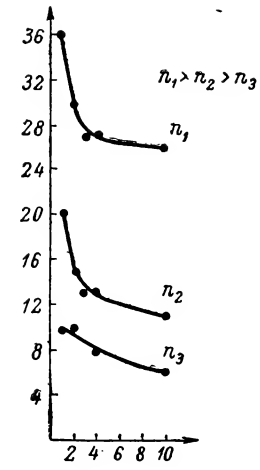



Рис. 2. Зависимость числа штрихов в 10 мкм от длины дуги измерения для створок с разной частотой расположения штрихов $n$ на створке.

*По оси абсцисс* — длина дуги измерения на створке (в мкм), *по оси ординат* — число штрихов в 10 мкм, определяемое по формуле, приведенной в тексте (см. пункт 3).

Нами проведены измерения ряда параметров створок родов *Stephanodiscus* (*S. hantzschii* Grun., *S. invisitatus* Hohn et Hellerman, *Stephanodiscus* sp.), *Cyclotella* (*C. stelligera* Cl. et Grun., *C. pseudostelligera* Hust., *C. wolterecki* Hust.), исследованных в ТЭМ. На 100 негативах измерялся диаметр створки $D$, определялось число штрихов в 10 мкм $l$, подсчитывалось количество штрихов по длине окружности створки $n$ и вычислялось точное число штрихов в 10 мкм $\gamma$ по формуле $\gamma = n/\pi D \cdot 10$, а также ошибка измерения $\Delta l = l - \gamma$. В нашем материале размах $D$ составлял 3÷25 мкм, $l$ — 7÷30, $n$ — 16÷63, $\gamma$ — 5÷26, $\Delta l$ — —2÷12. Полученные результаты были обработаны биометрическими методами (Плохинский, 1970).

Кривые, представленные на рис. 2, хорошо иллюстрируют третий и четвертый пункты. Ошибка измерения значительно увеличивается с уменьшением дуги измерения до 1—3 мкм, что связано с уменьшением диаметра створок. На рис. 3 показаны эмпирическая и теоретическая вариационные кривые, построенные по теоретическим частотам при выравнивании эмпирической кривой по нормальному закону. Производилась оценка различия между эмпирическим и теоретическим распределением по критерию «хи-квадрат». У нас $\chi^2 = 11.86$, а стандартные значения для трех порогов надежности $\chi^2_{st} = 6.0—9.2—13.8$. При определении различия между эмпирическим и теоретическим распределением требуется устанавливать обратный порядок планирования порогов вероятности безошибочных прогнозов; поэтому при равнении на третий порог надежности ($\beta_3 \geqslant 0.999$) можно считать, что фактическое распределение является нормальным.

На графике видно (рис. 3), что наибольшая частота ($p = 46$) характерна для класса $w = 2$. Распределение створок по диаметру для этого класса (рис. 4) показывает, что резкий пик приходится на диаметр створок 8÷11.5 мкм, а размах $\gamma$ для этих створок довольно значительный и составляет 5÷17. Ошибка измерения здесь объясняется первым, третьим и четвертым пунктами. Минимальные частоты ($p = 4$ и $p = 2$ — рис. 3) соответствуют классам $w = —1$ (размах $D = 4.7÷10.5$ мкм) и $w = 11$ (размах $D = 3.5÷4.1$ мкм). Отрицательные значения ошибки измерения ($\Delta l = 0÷—2$) здесь обусловлены вторым, а максимальные значения ошибки измерения ($\Delta l = 10÷12$) — третьим и четвертым пунктами. Коэффициент корреляции между диаметром створки и значением ошибки измерения оказался равным —0.2. Знак минус указывает на отрицательную связь, т. е. с увеличением диаметра створки величина ошибки измерения будет умень-

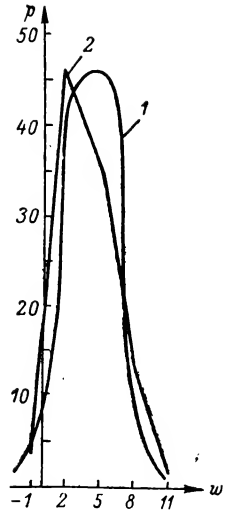



Рис. 3. Теоретическая (*1*) и эмпирическая (*2*) кривые распределения ошибки измерения числа штрихов в 10 мкм.

*По оси абсцисс* — средины классов ошибки измерения числа штрихов в 10 мкм, *по оси ординат* — частоты.

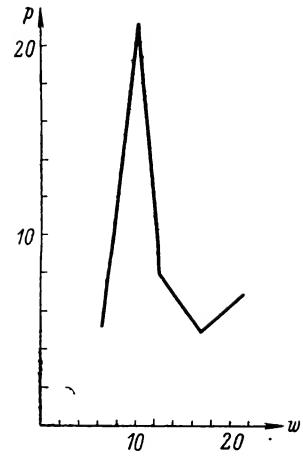



Рис. 4. Эмпирическая вариационная кривая распределения створок по диаметру, построенная для класса ошибки измерения $w=2$.

*По оси абсцисс* — средины классов диаметра (в мкм) створок, *по оси ординат* — частоты.

шаться. Связь получилась слабая из-за большой разнородности исходного материала по величине диаметра створок, частоте и равномерности распределения штрихов по створке. Критерий достоверности выборочного значения коэффициента корреляции $t_r=2.03$, а стандартные значения для трех порогов надежности $t_{st}=2.0—2.7—3.6$, т. е. он больше стандартного значения для порога надежности, обычного для большинства биологических исследований ($\beta_1 \geqslant 0.95$); это свидетельствует о достоверности коэффициента корреляции. Коэффициент прямолинейной регрессии $R_{D\Delta l}=—0.8$ и означает, что с увеличением диаметра створки на 10 мкм можно ожидать уменьшения ошибки измерения на 8.

Основываясь на вышеприведенных результатах, можно предложить следующий метод определения числа штрихов в 10 мкм.

Число штрихов в 10 мкм для створок диаметром ($D$) до 10 мкм с разным количеством штрихов по длине окружности створки ($n$)

| $n$ | $D$ | | | | | | | | $n$ | $D$ | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
| 15 | 16 | 12 | 9 | 8 | 7 | 6 | 5 | 4 | 31 | 33 | 25 | 19 | 16 | 14 | 12 | 11 | 9 |
| 16 | 17 | 13 | 10 | 8 | 7 | 6 | 6 | 5 | 32 | 34 | 25 | 20 | 17 | 14 | 13 | 11 | 10 |
| 17 | 18 | 14 | 11 | 9 | 8 | 7 | 6 | 5 | 33 | 35 | 26 | 21 | 17 | 15 | 13 | 12 | 10 |
| 18 | 19 | 14 | 11 | 10 | 8 | 7 | 6 | 5 | 34 | 36 | 27 | 21 | 18 | 15 | 14 | 12 | 10 |
| 19 | 20 | 15 | 12 | 10 | 9 | 8 | 7 | 6 | 35 | 37 | 28 | 22 | 18 | 16 | 14 | 12 | 10 |
| 20 | 21 | 16 | 13 | 11 | 9 | 8 | 7 | 6 | 36 | 38 | 29 | 23 | 19 | 16 | 14 | 13 | 11 |
| 21 | 22 | 17 | 13 | 11 | 9 | 8 | 7 | 6 | 37 | 39 | 29 | 23 | 19 | 17 | 15 | 13 | 11 |
| 22 | 23 | 18 | 14 | 12 | 10 | 9 | 8 | 7 | 38 | 40 | 30 | 24 | 20 | 17 | 15 | 13 | 11 |
| 23 | 24 | 18 | 14 | 12 | 10 | 9 | 8 | 7 | 39 | 41 | 31 | 25 | 21 | 18 | 16 | 14 | 12 |
| 24 | 25 | 19 | 15 | 13 | 11 | 10 | 8 | 7 | 40 | 42 | 32 | 25 | 21 | 18 | 16 | 14 | 12 |
| 25 | 26 | 20 | 16 | 13 | 11 | 10 | 9 | 7 | 41 | 43 | 33 | 26 | 22 | 18 | 16 | 14 | 12 |
| 26 | 28 | 21 | 16 | 14 | 12 | 10 | 9 | 8 | 42 | 44 | 33 | 26 | 22 | 19 | 17 | 15 | 13 |
| 27 | 29 | 21 | 17 | 14 | 12 | 11 | 9 | 8 | 43 | 45 | 34 | 27 | 23 | 19 | 17 | 15 | 13 |
| 28 | 30 | 22 | 18 | 15 | 13 | 11 | 10 | 8 | 44 | 46 | 35 | 28 | 23 | 20 | 18 | 15 | 13 |
| 29 | 31 | 23 | 18 | 15 | 13 | 12 | 10 | 9 | 45 | 47 | 36 | 28 | 24 | 20 | 18 | 16 | 14 |
| 30 | 32 | 24 | 19 | 16 | 13 | 12 | 10 | 9 | | | | | | | | | |

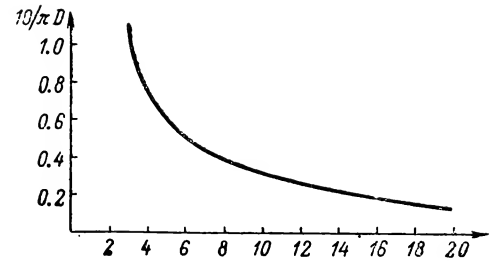



Рис. 5. Зависимость между диаметром створки и величиной $10/\pi D$.

*По оси абсцисс* — диаметр створки (в мкм), *по оси ординат* — величина $10/\pi D$ (в мкм$^{-1}$).

1. Подсчитывают количество штрихов $n$ по всей длине окружности створки.

2. Измеряют диаметр и вычисляют длину окружности створки (в мкм).

3. Определяют число штрихов в 10 мкм по формуле $\gamma = \frac{n}{\pi D} \cdot 10$. Наибольшая ошибка измерения получается на створках с диаметром до 10 мкм, поэтому для быстрого определения числа штрихов в 10 мкм мы приводим таблицу, где на пересечении соответствующих столбцов находят этот параметр. Для подсчета числа штрихов на створках диаметром больше 10 мкм можно пользоваться графиком рис. 5, где по диаметру створки без вычислений находят значение величины $10/\pi D$.

Рекомендованный метод несколько сложнее обычного способа, однако он позволяет точно определить этот параметр независимо от диаметра створки и особенностей расположения штрихов.

## ЛИТЕРАТУРА

Плохинский Н. А. (1970). Биометрия.— Kützing F. T. (1844). Die Kieselschaligen Bacillarien oder Diatomeen.

Институт биологии
внутренних вод АН СССР,
пос. Борок.

Получено 30 I 1976.

*УДК (018) 75.021.34 : 581.43 : 58*

**Ю. Г. Скрипников**

# УСКОРЕННЫЙ МЕТОД КОПИРОВАНИЯ КОРНЕЙ РАСТЕНИЙ

JU. G. SKRIPNIKOV. THE COPYING OF PLANT ROOTS BY A RAPID METHOD

Описана методика определения роста корней растений в стационаре со стеклянными стенками путем копирования шариковыми ручками корней, просматриваемых через стекло на полиэтиленовую пленку. По рисункам полученных копий курвиметром измеряется длина прироста корней через определенные промежутки времени. Метод значительно повышает производительность труда и точность исследований.

Часто возникает необходимость изучать особенности роста корневой системы в различных условиях или определять влияние различных факторов на рост корней растения. Описан ряд методов изучения корневых систем, в которых применяется выращивание растений в ящиках со стеклянной стенкой (Терехов, 1954), в застекленных траншеях (Бланкфельд, Писарев, 1951), в радиксариях (Колесников, 1972) и т. п. При использовании этих методов предусматриваются зарисовка корней на масштабную бумагу (Тарановская, 1957) или копирование просматриваемых через стекло корней на кальку, пропитанную для прозрачности глицерином или растительным маслом (Колесников, 1972).

Об интенсивности роста корней судят по их перемещению вдоль стекла стационара (ящика, траншеи, радиксария). Метод дает хорошие результаты для определения скорости роста, интенсивности разрастания корней, характера их ветвления и т. п. Поэтому он широко применяется как в нашей стране, так и за рубежом (Колесников, 1972).

Недостаток имеющегося способа копирования корней на кальку заключается в том, что он не обеспечивает четкой видимости корней, а следовательно, и точности их зарисовки. Обработка кальки растительным маслом или глицерином делает невозможным копирование корней цветными карандашами или шариковыми ручками, что необходимо при определении интенсивности их роста. Кроме того, калька является непрочным материалом, а это осложняет ее применение, особенно в полевых условиях.

Зарисовка корней на масштабную бумагу очень трудоемка и также не обеспечивает высокой точности исследования, которая в этом случае в основном зависит от навыков исследователя. Низкая производительность труда делает этот метод малопригодным для изучения корневой системы быстрорастущих растений, например овощных культур. Так, нами установлено, что через 20—30 дней после высадки маточников капусты сортов Слава 1305 и Амагер 611 в грунт суммарный прирост всех просматриваемых через стекло корней достигает 15 см в час. Поэтому для получения более точных сравнимых результатов необходимы быстрые методы определения интенсивности роста корневой системы.

С целью повышения производительности труда и точности исследований мы испытали в процессе работы копирование просматриваемых через стекло корней шариковыми ручками на полиэтиленовую пленку и по полученным рисункам определяли интенсивность и характер роста корней.

Для этого полиэтиленовую пленку прикладывают к стеклу стационара (ящика, траншеи, радиксария и т. п.), в котором растет изучаемое растение. На стекле и пленке делают отметки для фиксации пленки при ее повторном наложении. Отметки делают в виде двух линий, расположенных под углом друг к другу. Пленку прикрепляют кнопками к деревянным деталям стационара или лейкопластырем к стеклу. Затем шариковой ручкой обводят все просматриваемые через стекло корни и отмечают на пленке вариант опыта и дату зарисовки. В следующий срок эту же пленку снова прикладывают к стеклу и по отметкам закрепляют ее в первоначальном положении, обводят вновь появившиеся корни и новый прирост ранее зарисованных корней шариковой ручкой с пастой другого цвета и этой же ручкой записывают на пленке дату второй зарисовки. Подобные операции повторяют в разные сроки требуемое количество раз, меняя каждый раз цвет пасты авторучек. Таким образом, на одном и том же листе полиэтиленовой пленки получают рисунок разрастания корневой системы, зарисованной разными цветами пасты.

По полученным рисункам корневой системы определяют интенсивность и характер ее роста. Для этого в лаборатории на пленке с рисунком корневой системы шариковой ручкой на расстоянии 10 см друг от друга наносят линии координатной сетки (подобные линии могут быть нанесены на пленку и заранее). Пленку кладут на белый лист бумаги (это увеличивает четкость рисунка) и курвиметром определяют длину корней. Измеренный корень отмечают любым условным знаком, что исключает возможность его повторного измерения. Измерения корней проводят отдельно по срокам зарисовок. Для этого курвиметром отдельно обводят корни, зарисованные тем или иным цветом.

При изучении интенсивно растущей и сильноразветвленной корневой системы целесообразно вначале перерисовать изображения корней с пленки на отдельные листы кальки по срокам зарисовок (синие линии на один лист, красные — на другой, и т. д.), а после этого провести измерение корней. С полученных на кальке рисунков можно изготовить фотокопии.

Для изучения роста корней одного растения расходуется один лист полиэтиленовой пленки по площади, равной размеру стекла. Размер стекла,

а следовательно, и пленки зависит от вида растения и цели исследования. Например, для семенника капусты или моркови требуется лист полиэтиленовой пленки площадью 40×60 см. В случае прикрепления пленки к деревянным деталям ящика длина и ширина листа пленки должны быть на 2—3 см больше размеров стекла. Число листов кальки соответствует числу сроков анализа. При изучении влияния условий хранения маточников белокочанной капусты на разрастание корневой системы нами установлено, что с момента появления первых просматриваемых через стекло корней целесообразно делать 3—4 зарисовки через 5—7 дней.

Разработанный метод значительно повышает производительность труда, а в связи с этим и точность исследований, так как дает возможность в полевых условиях снимать копии за короткий промежуток времени, когда даже интенсивно растущие корни существенно не изменяют своих размеров. В наших исследованиях маточников белокочанной капусты в самый интенсивный период роста корней за 4 часа снимались копии с 15 растений, а при зарисовке на масштабную бумагу — лишь с 4 растений.

Значительным преимуществом предлагаемого способа является выделение участков корней, выросших в различные сроки, пастой различного цвета. Это существенно облегчает последующую камеральную обработку данных, полученных в полевых условиях.

## ЛИТЕРАТУРА

Бланкфельд Ю., А. Писарев. (1951). Наблюдения над корневой системой полевых и древесных растений при совместном их посеве. Сов. агрономия, 1.— Колесников В. А. (1972). Методы изучения корневой системы древесных растений.— Тарановская М. Г. (1957). Методы изучения корневых систем.— Терехов А. Ф. (1954). К методике изучения корневой системы растений. Бот. ж., 39, 5.

Плодоовощной институт
имени И. В. Мичурина,
г. Мичуринск.

Получено 9 II 1976.

# НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК «715» 576.16 : 582.542.1 (571.52)

И. М. Красноборов

## НОВЫЙ ВИД РОДА *HELICTOTRICHON* BESS. *(POACEAE)* ИЗ ТУВИНСКОЙ АССР

I. M. KRASNOBOROV. NEW SPECIES OF THE GENUS *HELICTOTRICHON* BESS. (*POACEAE*) FROM TUVA A. S. S. R.

В процессе экспедиционных исследований на нагорье Сангилен в юго-восточной Туве наше внимание привлекли необычные растения из рода *Helictotrichon* Bess., растущие на горных и высокогорных остепненных лугах. Издали они напоминали *H. pubescens* (Huds.) Pilg. с его высокими и одиночными генеративными побегами. При гербаризировании выяснилось, что эти растения не образуют плотных дерновинок, так как имеют относительно длинные столоны с пучками вегетативных и генеративных побегов на концах. В то же время по строению листьев, соцветия и цветков они похожи на широко распространенный в горах юга Сибири *H. desertorum* (Less.) Podpĕra ssp. *altaicum* (Tzvel.) Holub.

При изучении гербарных коллекций рода *Helictotrichon* в Гербариях страны оказалось, что подобные образцы в других местах еще никем не собирались и не описаны. Описываем их, относя к новому для науки виду (см. рисунок).

**Helictotrichon sangilense Krasnob. sp. nov.** (cf. fig.) — Planta perennis (50) 70—80 cm alta, innovationibus extravaginalibus 1—1.5 mm crassis, bene evolutis fasciculis stolonum et culmorum terminatis, caespites compactes non formans. Folia stolonum 30—40 cm longa, dimidium culmi attingentia, complicata, 0.8—1 mm in diam., intus pilosa, extus ob tubercula minuta et aculeolos scabra, non teretia, nervis elevatis et pellucidis carentia; folia culmorum convoluta, 2—3.5 cm longa; ligulae foliorum in stolonibus 2—3 mm longae, in culmis ca 1 mm longae dentatae et ciliatae. Vagina leviter setosa vel pilosa, pilis deorsum directis. Culmi sub inflorescentia scabri vel pilosiusculi. Inflorescentiae 6.5—7 cm longae, 2—3 cm latae, unilaterales, paucispicaultae, ramulis scabris ascendentibus, basi binisternis, superius singulis abeuntibus, inferioribus spiculas 2, superioribus 1—2 gerentibus. Spiculae 12—13 mm longae, 3—4 florae, flore superiore plerumque abortivo, rachilla regulariter longe pilosa (pilis 1.5—2 mm longis). Glumae lanceolatae, acutae, variegatae, margine et superne paleaceae, extus ob aculeobos scabrae, inferior 9—10 mm longa, trinervia, superior subbrevior uninervia. Lemmata 9—10 mm longa, indistincte 5—7 nervia, extus ob aculeolos scabra vel tuberculata, viridia, margine violacea, apice paleacea, fissa medio aristata arista ca 2 cm longa. Palea 7—8 mm longa, extus pilosa. Antherae 5 mm longae, violaceae vel flavae.

T y p u s. RSSA Tuvae, elevatio Sangilen in fluxu superiore Naryn, ad declivitatem australem, in prato variiherboso, 2150 m s. m., 14 VII 1973, fl. I. Krasnoborov, L. Daniljuk. In herbario Horti Botanici Sibiriae principalis sectionis Sibiricae Ac. Sci. URSS (Novosibirsk — NS); isotypus (LE).

Species *H. desertorum* (Less.) Podpĕra ssp. *altaico* (Tzvel.) Holub affinis est a quo tamen innovationibus extravaginalibus basi culmorum bene evolu-



*Helictotrichon sangilense* Krasnob. по экземплярам: Тувинская АССР, нагорье Сангилен, верховье р. Нарын, выше устья р. Сольбельдер, выс. 2150 м, разнотравный луг по южному склону, 14 VII 1973, И. М. Красноборов, Л. Данилюк (тип!).

tis quamobrem planta caespitem compactum non format, foliis stolonum brevioribus, dimidium culmi attingentibus, foliis extus non teretibus et magnitudine omnium partium differt.

Близок к *H. desertorum* (Less.) Podpěra ssp. *altaicum* (Tzvel.) Holub, от которого отличается хорошо развитыми вневлагалищными столонами у основания стебля (вследствие чего растение не образует плотной дерновины), более короткими листьями вегетативных побегов, достигающими половины длины стебля, отсутствием вальковатости листьев с нижней стороны, более крупными размерами всех частей растения.

Паратипы (paratypi). Тувинская АССР, нагорье Сангилен, верх. р. Балыктыг-Хем, правобережье выше устья р. Сольбельдер, выс.

2200 м, западный склон. Разнотравно-кобрезиевый луг, 22 VII 1973, И. Красноборов, М. Сакович.

В заключение выражаю глубокую благодарность Н. Н. Цвелеву за помощь в работе и ценные советы.

Центральный Сибирский ботанический сад
Сибирского отделения АН СССР,
г. Новосибирск.

Получено 11 XI 1976.

---

УДК 576.16 : 005 : 582.635.1 (55)

И. А. Грудзинская

# НОВЫЙ ВИД ИЛЬМА — *ULMUS BOISSIERI* (BOISS.) GRUDZ. *(ULMACEAE)* ИЗ ИРАНА

I. A. GRUDZINSKAYA. NEW SPECIES OF ELM FROM IRAN

**Ulmus boissieri (Boiss.) Grudz. sp. nov.** — U. campestris β *microphylla* Boiss. Fl. Or. 4 : 1162, 1879.

Arbor, ramuli annotini tenues, cinerascentes, glabri, gemmae parvae, ovatae, 1 mm lg., perulis marginibus longe ciliatis, dorso pubescentibus. Folia late ovata, 1.5—2 (3) cm lg., 1.2—2 cm lt., breviter acutata, basi latae, asymmetrica vel semicordata, margine crenata, supra glabra, subtus sparse pilosa et glandulis punctatis rubentibus tecta, nervis secundariis ab utroque latere 8—12; petioli 2—3 mm lg., dense villosuli. Flores 1.5—2 mm lg., perigonium 4—5-lobatum, sparse pubescens, apice ciliatum; stamina 4. Samarae suborbiculatae, parvae 0.7—0.9 cm in diam.; alae latae, tenues; semen in centro samarae situm.

Typus: «Iter Persicum, pr. Kerman, Apr. 1859, Bunge» (LE).

Affinitas: Ad species affines *U. androssowii* Litv. et *U. campestris* L. foliis parvis suborbicularibus crenatis, samaris parvulis orbicularibus et ramulis cinerascentibus differt.

Distributio: Iran (prov. Kerman et Kermanshach).

Paratypi: «*Zelkova*?, Kermanshach: Ghanr-Cherine (Hajel), 25 III 1951, leg. Vakilian, № 622 T. E. (W, N 7101)», «*U. campestris* Huds. v. *minor* Boiss. = *U. microphylla* Pers., pr. Kermanshach ad Bissum, leg. Th. Strauss, № 189».

*U. boissieri* был описан Буасье в ранге разновидности (*U. campestris* β *microphylla* со следующим диагнозом: «Folia multo minora (9—10 lin. longa) obtuse crenata subtus ad venus puberula, samara minor (4 lineas longa). Facies *U. pumila*, sed characteres *U. campestris*». Это описание было сделано по образцам, собранным А. А. Бунге в юго-восточном Иране более 100 лет назад. В прошлом же веке *U. boissieri* был найден в западном Иране в провинции Керманшах Штраусом (Th. Strauss). Мы видели и современные сборы *U. boissieri* из этой провинции близ границы с Ираком (Vakilian). А. Парса во «Флоре Ирана» (Parsa, 1950) приводит этот вид под названием *U. campestris* var. *microphylla* и указывает его местонахождение: «Est, oest, Arak, S-W Kaze».

Все это дает основание предполагать, что *U. boissieri* на западе образует южную границу распространения ильмов в Иране (Керманшах), на юго-востоке страны (Керман) он изолирован от остальных видов *Ulmus*.

Своеобразие ареала и признаков *U. boissieri* не исключает возможности происхождения этого вида от культурных растений, однако никто из коллекторов не указывал на распространение его в культуре.

## ЛИТЕРАТУРА

Parsa A. (1950). Flore de l'Iran, 4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 II 1977.

---

УДК 576.16 : 005 : 582.734

Э. Н. Ломакин

# НОВЫЙ ВИД РОДА *ARMENIACA* SCOP. *(ROSACEAE)*

E. N. LOMAKIN. NEW SPECIES OF GENUS *ARMENIACA* SCOP. (*ROSACEAE*)

## Species *Armeniacae* Scop. nova

**Armeniaca kostiniae Lomakin sp. nov.** Arbor 5—6 m alta, cortice trunci et ramorum principalium atro-griseo, ramulis tenuibus viridiusculis. Gemmae parvae rubro-brunneae, perulis exterioribus vix puberulis. Folia elongato-ovalia, 35—45 (60) mm longa, (17)20—27 mm lata, apice acutato angusto longo praedita, basi cuneata, margine grosse duplicato-serrata, denticulis glandulis minutis nigrescentibus apice ornatis, pilis simplicibus squarrosis supra brevibus subtus longioribus sparse, secus nervos densius tecta, petiolis tenuibus brevibus, 10—12 mm longis, glandulis minutis 1—2 praeditis pilis simplicibus squarrosis inaequi longis densius quam folia obtectis, foliorum inferiorum densius pilosis. Fructus pilosi, succosi, carne dura acida, parvi (pondo grammata 12—16), plano-globosi. Putamen asymmetrico-ovale, 20 mm longum, 15 mm latum, minute aeveolatum, brunneum. Semen amarum. Pedicellus fructifer 5—7 mm longus.

Typus: Tadzhkistania, regia autonoma Badachschanica Montana (Gorno-Badachschanskaja), vallis fl. Bartang, pagus Basid, apud tramitem principalem ad ripam fluvii 2500 m s. m., in horto fr. 15 VIII 1976. E. N. Lomakin (LE), isotypus (WIR).

Affinitas: Ab *A. holosericea* (Batal.) Kost., cui affinis est, folius angustioribus apice angusto longo terminatis, grosse rigide serratis, glandulis denticulorum minoribus, pubescentia parciore et pedicello longiore differt.

Distributio: Regio autonoma Gorno-Badachschanskaya, in hortis vallis fl. Bartang, Tibetia?

Species in honorem generis *Armeniacae* peritissimae K. F. Kostinae nominatur.

Распространение: Горно-Бадахшанская автономная область, в садах долины реки Бартанг, Тибет?

Вид назван в честь ведущего специалиста по абрикосу в нашей стране К. Ф. Костиной.

На территории Горно-Бадахшанской автономной области вне культурной зоны абрикос не известен. Есть основания предполагать, что *A. kostiniae* спонтанно растет в Тибете и Трансгималаях, откуда он был интродуцирован. В гербарии Ботанического института АН СССР с этикеткой «Herbarium Schlagentweit from India and High Asia. Tibet. Province Ladak. Locality: Dah. Collected 4 to 15 Juli 1856 (right side of the Indus valley). *Prunus armeniaca* L. N° Catalogue 1220» хранится образец, близкий (не идентичный) описываемому.

Совместно с *A. kostiniae* встречаются растения *A. vulgaris* Lam. var. *roschana* Korsch. и формы, промежуточные между ними. Последние отличаются более мягкой зубчатостью и короткой, слабо отчлененной верхушкой листа. *A. vulgaris* var. *roschana* близок к *A. ansu* (Maxim.) Korst.

Всесоюзный институт растениеводства,
Ташкентская область.

Получено 16 II 1977.

# СООБЩЕНИЯ

УДК 581.446.2 : 582.394.726 : 551.762 (571.5)

Н. С. Снигиревская

## КОРНЕВИЩЕ МАТОНИЕВОГО ПАПОРОТНИКА (СЕМ. *MATONIACEAE*, ПОР. *FILICALES*) ИЗ ЮРСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ

N. S. SNIGIREVSKAYA. RHIZOME OF MATONIACEOUS FERN (FAMILY *MATONIACEAE*, ORDER *FILICALES*) FROM THE JURASSIC DEPOSITS OF EAST SIBERIA

Изучено корневище *Matoniopteris sibirica* gen. et sp. nov., представленное карбонатной окаменелостью. Проводящая система корневища является тетрациклической солеиостелой с эндархной ксилемой. Сифоностелия корневища, развитие наружной и внутренней эндодермы, а также наличие точечной поровости в трахеидах метаксилемы корней свидетельствуют о высокой специализации рода. Обнаруживая наибольшее сходство с современным родом *Matonia* и ископаемым родом *Matonidium*, новый род является первым среди лептоспорангиатных папоротников, у которого в ксилеме корня найдены трахеиды с округлыми окаймленными порами, имеющими широкую круглую апертуру.

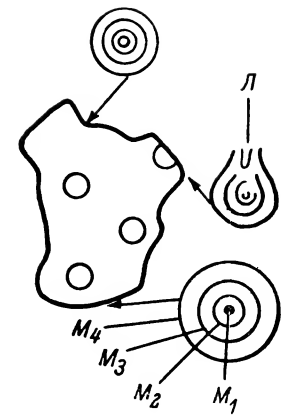
В мезозойских отложениях, особенно в юре и нижнем мелу, находки матониевых папоротников весьма многочисленны, но они представлены почти исключительно отпечатками листьев. Остатки осевых органов с полициклической солеиостелой, которые можно было бы сопоставлять с семейством *Matoniaceae*, почти неизвестны. Исключение составляет род *Alstaettia* W. Remy et R. Remy, описанный из барремских отложений ФРГ (Remy W., R. Remy, 1969). Для территории СССР отпечатки матониевых папоротников указывались неоднократно. Среди них следует назвать находки *Phlebopteris* Brongn. (Основы палеонтологии, 1963) и *Matonidium* Schenk (Долуденко, 1966).

Остатки нового рода *Matoniopteris* обнаружены в морских отложениях Восточной Сибири, которые датируются нижней юрой (Тазихин, 1961, 1970). Род представлен фрагментом окаменелого ветвящегося корневища с четырьмя листовыми черешками, у которых сохранились базальные части.

### Matoniopteris Snig. gen. nov.

Диагноз рода. Дорзивентральное неравно-дихотомическиветвящееся корневище с шаровидными узлами, на которых с верхней стороны в очередном порядке расположены одиночные вертикально стоящие листовые черешки. Проводящая система корневища представлена полициклической солеиостелой, состоящей из четырех концентрически расположенных меристел с эндархной ксилемой. Число протоксилемных групп увеличивается от внутренней меристелы к наружной в связи с увеличением их диаметра. Ксилема листовых черешков на поперечном срезе характерной для матониевых С-образной формы, волнистая, с сильно закрученными внутрь лопастями. Корни эндогенные; трахеиды корней с лестничной и точечной поровостью.

В родовом названии *Matoniopteris* отражено сходство нового рода с современным родом *Matonia*.




Схематическое изображение фрагмента корневища и его проводящей системы в разных плоскостях поперечного сечения.

$м_1$—$м_4$ — последовательные меристелы, *л* — листовой след.

Сравнение. По строению корневища род наиболее близок современному роду *Matonia*, от которого, однако, отличается бо́льшим числом меристел; у современных представителей *Matonia* в корневище две или три меристелы (Tansley, 1907; Ogura, 1938). Среди ископаемых растений новый род обнаруживает сходство с широко известным от лейаса до вельда родом *Matonidium*, у которого одиночные листья также имели вертикально стоящие черешки, отходящие в узлах с верхней поверхности ползучего корневища. Вполне возможно, что корневище *Matoniopteris* принадлежит растениям, листья которых описаны под названием *Matonidium*.

Тип рода: *M. sibirica* gen. et sp. nov., названный так по местонахождению в Сибири.

Голотип: Обр. № 1, колл. 1157, БИН АН СССР (Ленинград). Собран в 1955 г. геологом Н. Н. Тазихиным (Всесоюзный научно-исследовательский геологический институт, Ленинград).

Местонахождение. Восточная Сибирь, Якутская АССР, р. Чона, правый приток р. Вилюя, в 17 км выше устья р. Мархаи.

Горизонт. Средняя—нижняя часть нижней юры. Образец найден в сильно карбонатизированных темно-серых аргиллитах морского происхождения.

Методика исследования. Корневище, заключенное в породе, было отпрепарировано с помощью специального стального долота, что дало возможность изучить его внешнюю морфологию, характер поверхности и способ отхождения листовых черешков. Еще до поступления материала в распоряжение автора статьи из небольшого фрагмента главного корневища было сделано несколько шлифов. Позднее как с главного, так и дочерних корневищ и с листовых черешков была снята серия последовательных пленочных оттисков (реплик). При этом приставшие к пленке срезы растительных тканей показали удивительную сохранность клеточного строения. Для изготовления пленочных оттисков применялась триацетатная негорючая пленка, растворимая в метиленхлориде.

Описание материала. Фрагмент окаменелого корневища длиной 3 см, в области междоузлия 2 см в диаметре. С одного конца наблюдается его однократное неравно-дихотомическое ветвление. Поверхность отпрепарированного корневища гладкая, слегка бороздчатая с нижней стороны, с хорошо выраженными на верхней поверхности шаровидными вздутиями в узлах, где располагаются в очередном порядке вертикальные листовые черешки (табл. I, *1*, *2*; см. вклейку). Судя по величине корневища и диаметру черешков, растение было крупным; размеры листьев были не менее, если не более крупными, чем у современных представителей рода *Matonia*.

В области междоузлия проводящая система представлена четырьмя замкнутыми концентрически расположенными меристелами, которые не имеют анастомозов (табл. I, *3*; рисунок, $м_1$—$м_4$). Ширина разделяющих их слоев основной ткани наибольшая с верхней стороны корневища. Самая внутренняя меристела материнского корневища протостелического типа (табл. I, *3*, $м_1$), она имеет вид сплошного тяжа, снаружи состоящего из кольца длинных лестничных трахеид метаксилемы, вытянутых на поперечном срезе в радиальном направлении, достигающих 50—100×25—50 мкм в поперечнике. Клетки протоксилемы очень немногочисленны,

расположены эндархно (т. е. внутрь от метаксилемы). В центре протостелы имеются одиночные тонкостенные клетки сердцевинной паренхимы, что свидетельствует о возникновении сифоностелии (табл. I, *3а*). В дочерних корневищах сифоностелическое строение центральной меристелы выражено очень четко (табл. I, *6*). Ксилема центральной меристелы обычно расположена эксцентрически, она смещена к нижней поверхности корневища. С верхней стороны и по бокам ксилема окружена полостью, которая ранее была занята флоэмой, наблюдаемой в аналогичном положении внутри следующих меристел. Кнаружи располагается основная ткань коровой паренхимы; ее округлые в поперечнике клетки заполнены плотным темным содержимым. По мере приближения ко второй меристеле клетки паренхимы становятся мельче и многие из них лишены темного содержимого.

Вторая от центра меристела — циклическая (табл. I, *3*, $м_2$). Ее ксилема состоит, как правило, из одного ряда клеток (табл. I, *3б*). Лестничные трахеиды метаксилемы от многоугольных до округлых в поперечнике; 8 групп протоксилемы располагаются с внутренней стороны кольца. С обеих сторон ксилема окружена крупными тонкостенными клетками флоэмы (табл. II, *7*, см. вклейку), которые местами полностью разрушены. Хорошо заметна как наружная, так и внутренняя эндодерма, причем наружная эндодерма сохранилась хуже (табл. II, *7*). Вторая зона коры, зажатая между второй и третьей меристелами (считая от центра корневища), толщиной около 2—2.5 мм, сложена такими же клетками, как в первой зоне, округлыми в поперечнике, но обычно только в ее внутренней части они имеют темное содержимое, занимающее всю их полость. Клетки периферической части зоны содержат мелкие, более или менее темно окрашенные тельца, которые напоминают крахмальные зерна. С верхней стороны корневище на поперечном срезе значительно светлее, чем с нижней стороны, так как темное содержимое в его верхней части заполняет не все клетки паренхимы.

Третья меристела (табл. I, *3*, $м_3$) того же типа, но с 18-ю группами протоксилемы. Клетки протоксилемы более мелкие на поперечном срезе, чем во второй меристеле. Воздухоносная полость, окружающая ксилему, более широкая, чем у второй меристелы. Ксилема более или менее плотно прижата к внутренней части этой полости, т. е. ко второй зоне коры, а снаружи граничит с широкой полостью, образовавшейся на месте флоэмы. Оба слоя эндодермы выражены, ее клетки видны в виде обрывков, выстилающих полость. Далее следует третья зона коры, 3.5—4 мм толщиной. Почти все ее клетки не заполнены темным содержимым целиком, за исключением самых внутренних и самых наружных слоев.

Наконец, четвертая, наружная меристела очень узкая, с большим числом групп протоксилемы (табл. I, *3*, $м_4$). Клетки метаксилемы на поперечном срезе более мелкие, до 60 мкм в диаметре, и более округлые, чем во внутренних меристелах. Элементы протоксилемы очень многочисленные. При этом нельзя однозначно определить, каков порядок развития ксилемы этой меристелы (эндархный, мезархный или экзархный). В некоторых группах протоксилемы она располагается экзархно, в других — эндархно, а в третьих в одной плоскости с метаксилемой, чередуясь с ней в тангентальном направлении. Как в предыдущих меристелах, ксилемный цилиндр окружается с внутренней и внешней сторон комплексом тканей флоэмы, перицикла и эндодермы.

Последняя, наружная зона коры сложена такими же клетками, как и другие зоны, но более крупными в поперечном сечении. В этой зоне хорошо видно обособление клеточных оболочек от межклеточной пластинки, что может быть интересным при изучении путей преобразования тканей в процессе фоссилизации.

В области узлов строение стелы сильно осложняется образованием листовых следов. Отдельные меристелы здесь сливаются друг с другом и образуют паренхимные лакуны (табл. 1, *4*; см. рисунок).

Поровость трахеид протоксилемы корневища кольчатая, спиральная и лестничная, метаксилемы — лестничная. Очень хорошо выражена угло-

ватость последних на поперечном и продольном срезах, благодаря чему на стенках трахеид видно по несколько продольных ребер, разделяющих ряды узких лестничных пор (табл. I, *5*). Нередко наблюдается образование сетчатой поровости за счет анастомозов между отдельными лестничными утолщениями.

По бокам и с нижней стороны корневища в наружной меристеле образуются диархные корни эндогенного происхождения (табл. II, *1*). На продольном срезе через один из таких корешков видно его возникновение в месте расположения группы протоксилемы (табл. II, *2*). При этом хорошо заметны различия в поровости на стенках трахеид метаксилемы корневища и корня (табл. II, *3*). Ксилема корешков сложена из лестничных и точечных трахеид, причем, как видно на фотографиях, окаймленные поры с довольно большой округлой апертурой (табл. II, *4*, *5*) одно-двурядные или многорядные (табл. I, *8*; табл. II, *4*), очередные, супротивные или беспорядочно расположенные.

Одиночные, расположенные в очередном порядке листовые черешки представлены довольно длинными базальными фрагментами на верхней стороне корневища (табл. I, *1*, *2*). Как уже упоминалось, они имеют стелу С-образной формы, причем ее краевые лопасти загнуты очень глубоко внутрь основной ткани черешка (табл. I, *8*). На поперечном срезе стела имеет волнистый контур, как у других матониевых (Smith, 1938; Ogura, 1938), но в отличие от них более округлая. Абаксиальной выпуклой стороной стела черешка обращена к продольной оси корневища, будучи инвертированной вследствие его дорзивентральности. Ксилема эндархного типа. С внутренней стороны каждой закрученной лопасти можно различить по крайней мере 4 группы протоксилемы (табл. I, *7а*). Она состоит из спиральных, кольчатых и лестничных трахеид, метаксилема — только из лестничных. Местами сохранились клетки флоэмы, перицикла и эндодермы. С обеих сторон стела окружается мощной, 5—8-слойной склеренхимой, состоящей из округлых на поперечном срезе толстостенных клеток (табл. I, *7а*). Часть основной ткани, находящаяся кнутри от стелы, представлена своеобразной паренхимной тканью, отдельные клетки которой имеют сильно утолщенные оболочки и расположены гнездами (табл. II, *8*). Наружная часть черешка сложена округлыми в поперечнике паренхимными клетками, сходными с клетками основной ткани корневища.

Образование листового следа сопровождается размыканием второй и третьей меристел, их слиянием и последующим разъединением при образовании небольшого эллиптической формы (в поперечном сечении) тяжа, который идет к верхней поверхности корневища и приобретает типичную для матониевых С-образную форму, входя в основание листового черешка. След проходит через паренхимные лакуны в третьей и четвертой меристелах, анастомозируя с ними до вхождения в черешок (табл. I, *4*). После отхождения листового следа меристелы корневища вновь смыкаются и восстанавливается прежняя циклическая структура его проводящей системы.

Корневище *Matoniopteris* с тетрациклической соленостелой и одиночно расположенными листовыми черешками представляет интерес не только для углубления наших знаний об ископаемых предках сем. *Matoniaceae*, но также для понимания путей эволюции лептоспорангиатных папоротников. Описываемый род является первым в этой группе, у которого в метаксилеме корешков наряду с лестничными имеются также округлые поры с широкой круглой апертурой и довольно тонким окаймлением. Это еще раз подтверждает связь лептоспорангиатных папоротников с так называемыми прапапоротниками, широко распространенными в карбоне. Среди современных родов настоящих папоротников точечные трахеиды обнаружены только у *Botrychium* и *Helminthostachys*. Не исключено, что специальные исследования проводящих элементов в корнях других папоротников покажут значительно более широкое распространение точечной поровости в этой обширной группе растений.

Наличие точечной поровости в ксилеме корней у нового рода является

одним из примеров, иллюстрирующих параллельное развитие гомологичных структур в разных группах папоротников.

Сифоностелия корневища, наличие наружной и внутренней эндодермы, эндархный тип ксилемы, точечная поровость элементов метаксилемы корней, — все это свидетельствует об очень высокой специализации *Matoniopteris* gen. et sp. nov.

Автор сердечно благодарен И. А. Шилкиной за предоставленную возможность изучить вышеописанный материал, а также А. Л. Тахтаджяну, И. Н. Сребродольской и Н. Н. Тазихину за ценные советы в процессе подготовки к печати настоящей статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Долуденко М. П. (1966). Первая находка представителей рода *Matonidium* в юрских отложениях СССР. В кн.: Межведомственный республиканский научный сборник. Палеонтол. сб., 3, 1. — Основы палеонтологии. (1963), 14. — Тазихин Н. Н. (1961). Стратиграфия и фации юрских отложений Ангаро-Вилюйского прогиба. В кн.: Материалы по геологии Восточной Сибири. Тр. ВСЕГЕИ, нов. сер., 66. — Тазихин Н. Н. (1970). Юрская система. Ангаро-Вилюйский прогиб. Геология СССР, 18. Западная часть Якутской АССР. Часть I. Геологическое описание, кн. 1. — Ogura Y. (1938). Anatomie der Vegetationsorgane der Pteridophyten. — Remy W., R. Remy. (1969). *Alstaettia andersoni* n. gen. et sp. ein Matoniaceen-Sproßrest aus dem Mittel-Barreme von Alstätte/Krs. Ahaus. Argumenta Palaeobotanica, 3. — Smith G. M. (1938). Cryptogamic Botany, II. — Tansley A. G. (1907). Lectures on the evolution of the Filicinean vascular system. VI. The evolution of dictyostely : Polycycly. New Phytologist, 6, 8.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 17 II 1977.

---

*УДК 631.53.027.325+581.543.6]581.14 : 581.4 : 581.45 : 633.111*

**Н. Г. Рытова**

# ВЛИЯНИЕ ЯРОВИЗАЦИИ И ПОКОЯ НА РОСТ И СТРОЕНИЕ ПЕРВЫХ ЛИСТЬЕВ ПОБЕГОВ *TRITICUM AESTIVUM* L.

N. G. RYTOVA. INFLUENCE OF VERNALIZATION AND DORMANCY ON GROWTH AND STRUCTURE OF FIRST LEAVES IN SHOOT *TRITICUM AESTIVUM* L.

Изучены формирование первых листьев у проростков озимой и яровой пшеницы (сорта Мироновская 808 и Ленинградка) из зерновок, яровизированных различное время, и формирование у этих же растений первых листьев боковых побегов, почки которых пережили период покоя различной продолжительности. Установлено, что в период вынужденного покоя прорастающих зародышевой и боковых почек в них продолжается морфологическая дифференцировка листовых зачатков, которая сопровождается постепенной утратой способности к росту, поэтому первые листья главного и боковых побегов тем короче, чем продолжительнее был период покоя почек, из которых развились эти побеги.

Задержка роста зрелых боковых почек у некоторых многолетних злаков приводит к образованию чешуевидных и переходных листьев в основании боковых побегов, развившихся из этих почек. Недоразвитие листьев усиливается по мере увеличения периода вынужденного покоя боковых почек (Рытова, 1972, 1975, 1976).

Известно также, что проростки хлебных злаков, развившиеся из яровизированных зерновок, отличаются некоторыми особенностями строения от проростков, возникших из неяровизированных зерновок; в частности, первые 3 листа у них тем короче, чем продолжительнее был период холодного проращивания (Коновалов, 1944; Hänsel, 1953; Васильев, 1956, Purvis, Hatcher, 1959).

Недоразвитие первых листьев у проростков из яровизированных зер-

новок хлебных злаков и первых листьев боковых побегов, почки которых пережили период покоя различной продолжительности, видимо, обусловлено сходными физиологическими механизмами; их действие приводит к тому, что дифференцировка листьев опережает их рост (Синнот, 1963, с. 209). В пользу этой точки зрения свидетельствуют и наши данные, представленные в этой статье.

Работа проведена в Ботаническом саду Ботанического института АН СССР в Ленинграде. В 1972 г. зерновки озимой пшеницы сорта Мироновская 808 яровизировались в течение 60, 40 и 20 дней по общепринятой методике, контролем служили неяровизированные зерновки. 6 VI они были высеяны на делянки на глубину 3 см. С момента появления всходов (11 VI) на 15 растениях каждого варианта опыта проводились наблюдения по разработанной нами методике (Рытова, 1972). Регулярно, 2—3 раза в неделю, измеряли длину растущих листьев модельных растений и составляли графики их роста, отмечали даты появления боковых побегов и длину их первого листа (отдельно пластинки и влагалища). Полученные данные позволили определить суточные линейные приросты, продолжительность роста и длину листьев главного побега, сроки созревания и продолжительность прорастания зрелых боковых почек, длину первых листьев боковых побегов (в отдельных случаях определялись скорость и продолжительность их роста). В 1976 г. проведены дополнительные наблюдения на озимой пшенице сорта Мироновская 808 и яровой пшенице сорта Ленинградка за сроками появления боковых побегов и строением их первого листа.

ТАБЛИЦА 1

Суточные линейные приросты, продолжительность роста и длина первых листьев у озимой пшеницы сорта Мироновская 808 при разной продолжительности яровизации семян (посев 6 VI 1972 г. на глубину 3 см)

| Листья разных ярусов | Продолжительность яровизации, дни | | | |
|---|---|---|---|---|
| | 60 | 40 | 20 | 0 |
| Суточные приросты листовых пластинок, мм | | | | |
| *л1* | — | — | 23±1.4 | 28±0.8 |
| *л2* | 19±3.1 | 27±1.8 | 33±0.6 | 32±2.1 |
| *л3* | 32±1.9 | 32±0.6 | 32±2.9 | 35±1.3 |
| *л4* | 37±1.7 | 36±1.4 | 40±1.7 | 38±0.5 |
| Сроки завершения роста листовых пластинок (июнь) | | | | |
| *л1* | 11 | 12 | 14 | 14—15 |
| *л2* | 13 | 15 | 17 | 18—19 |
| *л3* | 18 | 19 | 20 | 22 |
| *л4* | 22 | 23 | 24 | 25 |
| Длина колеоптиля и листовых пластинок, закончивших рост, мм | | | | |
| *к* | 25±5 | 28±5 | 29±2 | 36±2 |
| *л1* | 33±3 | 56±2 | 89±4 | 102±2 |
| *л2* | 68±3 | 113±6 | 142±4 | 163±6 |
| *л3* | 145±3 | 160±5 | 184±12 | 200±15 |
| *л4* | 206±8 | 199±4 | 212±16 | 211±7 |

В табл. 1 приведены данные о некоторых параметрах роста 1—4-го листьев озимой пшеницы при разной длительности яровизации зерновок. Суточные линейные приросты 1—2-го листьев оказались тем меньше, чем продолжительнее был период яровизации. Влияние яровизации перестало сказываться только на скорости роста 3-го и последующих листьев. Рост пластинок 1—3-го листьев завершался тем быстрее, чем дольше яровизировались зерновки, т. е. яровизация уменьшала скорость и продолжитель-

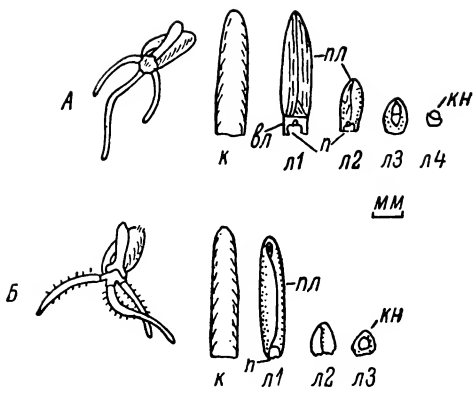



Рис. 1. Строение проростков *Triticum aestivum* L. сорта Ленинградка после 22 дней яровизации зерновок (*А*) и при прорастании в течение трех дней (*Б*).

*л1—л4* — 1—4-й листовые зачатки; *к* — колеоптиль; *пл* — пластинка листа; *вл* — влагалище листа; *п* — боковая почка; *кн* — конус нарастания побега.

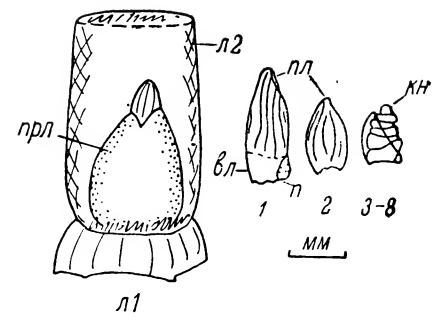



Рис. 2. Строение боковой почки второго порядка ($II^2$), покоившейся 12 дней, у *Triticum aestivum* L. сорта Ленинградка.

*л1, л2* — 1-й и 2-й листья главного побега (показаны основания листьев); *прл* — предлист; *1, 2, 3—8* — листовые зачатки почки; *пл* — пластинка листа; *вл* — влагалище; *кн* — конус нарастания; *п* — почка третьего порядка.

ность роста. Длина листьев соответствовала изменявшимся параметрам роста: они были короче при более продолжительной яровизации. Вместе с тем быстрое завершение роста 1-го листа вело к более быстрому появлению 2-го и последующих листьев, в результате чего 4-й лист у опытных растений появился на 3—4 дня раньше, чем у контрольных, т. е. растения формировались быстрее.

На рис. 1 видно расчленение 1-го листового зачатка длиной 5 мм на пластинку и влагалище, которое наблюдалось после 22 дней яровизации. У неяровизированных зерновок (контроль) зона лигулы и влагалища 1-го листа формировалась во время его интенсивного роста, когда длина его была не менее 8 мм.

По данным Г. М. Добрынина (1969), при глубокой заделке зерновок длина 1-го листа в момент заложения лигулы может достигать 40 мм.

Таким образом, в разных условиях прорастания процессы роста листового зачатка и его морфологическая дифференцировка могут сдвигаться относительно друг друга и в различной степени не совпадать во времени.

Продолжительное холодное проращивание зерновок задержало также рост боковых почек второго порядка, расположенных в пазухе колеоптиля ($II^1$), в пазухах 1-го и отчасти 2-го листьев ($II^2$ и $II^3$). Однако те почки, которые дали боковые побеги, проросли быстро, через 1.5—3 дня после созревания (у свободно размещенных растений созревание любой боковой почки совпадает с завершением роста листовой пластинки вышележащего листа материнского побега, т. е. наблюдается корреляция этих процессов в пределах фитомера — Рытова, 1972). 1-й лист быстро появившихся боковых побегов был развит нормально; длина пластинки составила 12—15, влагалища — 4—5 см. Боковые побеги из почек, переживших более или менее длительный период вынужденного покоя, удалось наблюдать у яровой пшеницы Ленинградка. Вегетативный апекс у этих растений преобразовался в репродуктивный во время роста 3—4-го листьев; созревавшие одна за другой боковые почки $II^1$, $II^2$ и $II^3$ не тронулись в рост. Боковые побеги из них появились позже, через 10—17 дней после созревания почек. На главных побегах в это время росли 5-е листья и начали удлиняться междоузлия четвертых фитомеров, соцветия достигли 2—2.5 мм длины. В табл. 2 представлены средние данные о длине предлиста и пластинки 1-го листа у боковых побегов $II^2$ при разной продолжительности покоя их почек.

Как видно из табл. 2, недоразвитие предлиста и 1-го листа усиливается по мере удлинения периода покоя боковой почки. Изменяется также

соотношение между длиной предлиста и пластинки 1-го листа, что позволяет судить о продолжительности роста последней, так как расти они начинают одновременно. Так, при 6—10 днях покоя пластинка в 3 раза длиннее предлиста, при 11—15 днях — в 2 раза, т. е. рост ее в обоих случаях продолжался дольше, чем рост предлиста (приблизительно на 4 и 2 дня соответственно). При 16—20 днях покоя почки пластинка 1-го листа почти равна предлисту, следовательно, рост ее закончился одновременно с ростом предлиста и внутри него. На дневную поверхность пластинка была вынесена благодаря удлинению влагалища листа.

ТАБЛИЦА 2

Длина предлиста и пластинки 1-го листа (мм) у боковых побегов $II^2$ при разной продолжительности покоя почек (яровая пшеница сорта Ленинградка, опыт 1976 г.)

| Число дней от созревания до прорастания почки | Предлист | Пластинка *л1* |
|---|---|---|
| 6—10 | 20±3.7 | 63±9.2 |
| 11—15 | 11±1.2 | 20±2.1 |
| 16—20 | 7±0.8 | 8±1.0 |

Самое быстрое прорастание зрелых боковых почек $II^2$ наблюдалось у озимой пшеницы Мироновская 808 при летнем посеве неяровизированными зерновками: побеги $II^2$ появлялись через 4—5 дней после созревания почек, во время роста 4-го листа на главном побеге. Длина предлиста была в среднем 2.7 см; пластинка 1-го листа росла дольше предлиста на 4—5 дней и достигла в среднем 14.2 см длины. Таким образом, при задержке прорастания зрелых боковых почек уменьшаются продолжительность роста первых листьев побега (и их суточные приросты) и соответственно их длина.

На рис. 2 представлено строение зрелой боковой почки после 12 дней вынужденного покоя: 1-й листовой зачаток длиной около 2 мм расчленен на пластинку и влагалище. При более продолжительном покое боковой почки морфологическая дифференцировка наступает также у 2-го и 3-го листовых зачатков. Если покой почки затягивается, листовые зачатки постепенно утрачивают способность к росту. Подобные же изменения (как показано выше) испытывают листовые зачатки во время яровизации зерновок, хотя задержка роста зародышевой почечки вызвана низкими температурами (близкими к 0° С), а ингибирование боковых почек связано со сложными и далеко еще не ясными корреляциями роста у растений в благоприятных внешних условиях.

Таким образом, в условиях, тормозящих рост зародышевой или боковых почек, в них продолжается морфологическая дифференцировка листовых зачатков, которая сопровождается постепенной утратой способности расти интенсивно, что ведет к недоразвитию первых листьев побегов.

## ЛИТЕРАТУРА

Васильев И. М. (1956). Зимовка растений. — Добрынин Г. М. (1969). Рост и формирование хлебных и кормовых злаков. — Коновалов И. Н. (1944). Физиологическая характеристика действия яровизации на рост растений. Сов. бот., 3. — Рытова Н. Г. (1972). Связь между продолжительностью прорастания почек и строением побегов у *Festuca pratensis* Huds. Бот. ж., 57, 11. — Рытова Н. Г. (1975). Скорость и продолжительность роста листьев у *Phleum pratense* L. (некоторые аспекты морфогенеза злаков). Бот. ж., 60, 9. — Рытова Н. Г. (1976). Морфогенетические факторы, ограничивающие кущение злаков в вегетативной фазе (к вопросу о листовом и апикальном доминировании). Бот. ж., 61, 12. — Синнот Э. (1963). Морфогенез растений. — Hänsel H. (1953). Vernalization of winter rye by negative temperatures and the influence of vernalization upon the lamina length of the first and second leaf in winter rye, spring barley and winter barley. Ann. Bot., nov. ser., 17, 67. — Purvis O. N., E. S. J. Hatcher. (1959). Some morphological responses of cereal seedlings to vernalization. J. Exper. Bot., 10, 29.

Получено 8 II 1977.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

УДК 581.84 : 581.454 : 582.675.1

В. И. Трифонова

# СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ЧЕРЕШКА НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДОВ *CONSOLIDA* (DC.) S. F. GRAY, *ACONITELLA* SPACH, *DELPHINIUM* L. И *ACONITUM* L. *(RANUNCULACEAE)*

V. I. TRIFONOVA. A COMPARATIVE ANATOMICAL RESEARCH OF PETIOLE IN SOME REPRESENTATIVES OF GENERA *CONSOLIDA* (DC.) S. F. GRAY, *ACONITELLA* SPACH, *DELPHINIUM* L. AND *ACONITUM* L. (*RANUNCULACEAE*)

Приводятся результаты изучения анатомического строения черешка 25 представителей 4 близких родов сем. *Ranunculaceae*. Выявлен ряд диагностических признаков, важных для характеристики видов и для разграничения более крупных таксономических групп. На основании этих признаков была подтверждена правильность внутриродового деления рода *Consolida*, предложенного Гутом (Huth, 1895) для представителей трех секций, произрастающих на территории СССР. Кроме того, решен вопрос о таксономическом положении *Aconitella barbata* (Bunge) Soják, которая по экзоморфным признакам является промежуточной между родами *Consolida* и *Aconitella*.

Показана также возможность использования признаков анатомического строения черешка для филетических построений.

Одним из методов, использованных нами при таксономическом исследовании кавказских представителей родов *Consolida* и *Aconitella* (Трифонова, 1973а, б, 1974, 1975), был сравнительно-анатомический анализ черешка листа.

Как известно (Petit, 1887; Lonay, 1901; Worsdell, 1908; Schrödinger, 1914; Zamels, Paegle, 1927; Kumazawa, 1930; Troll, 1932; Tamura, 1962, 1964; Димитрова, 1970а, б, 1971, и др.), анатомическое строение черешка в сем. *Ranunculaceae* крайне разнообразно и является хорошим критерием для разграничения как видов, так и более крупных таксономических групп.

У представителей *Consolida* анатомия черешка почти не изучена. В двух работах начала века (Lonay, 1901; Schrödinger, 1914) мы находим отрывочные сведения о строении черешка одного вида этого рода. Позже В. Н. Димитрова (1970а, б, 1971) исследовала морфологию и анатомию кавказских представителей *Delphinium*. В реферате (1971) она упоминает, что для сравнения ею были исследованы черешки 4 видов *Consolida*. К сожалению, ни рисунков, ни более подробных данных опубликовано не было. Этими работами ограничиваются сведения о строении черешка видов данного рода. Что касается *Aconitella*, то черешки листьев в этом роде еще никем не были изучены.

Нами исследованы черешки у всех видов *Consolida* и *Aconitella* флоры СССР, а также у ряда видов, распространенных за его пределами. В частности, в роде *Consolida* изучены представители всех 5 секций, принятой нами системы Гута (Huth, 1895). Для сравнения мы исследовали также черешки некоторых видов близких родов — *Delphinium* и *Aconitum*.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для исследования был взят из Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), черешки некоторых видов фиксировались в природе. Все изученные экземпляры хранятся в упомянутом Гербарии. Как гербарный, так и свежий материал фиксировался в 70° спирте. Для получения сравнимого материала мы делали срезы в середине черешка (Tamura, 1962) третьего снизу листа первого побега. Выбирался экземпляр с плодами и цветками. Рисунки были выполнены при увеличении 5×10 и только для *D. ternatum* и *D. biternatum* с черешками, по крайней мере в 2—3 раза более крупными, чем у остальных видов — при увеличении 3.4×4. При описании формы черешка мы пользовались классификацией авторов «Атласа по описательной морфологии

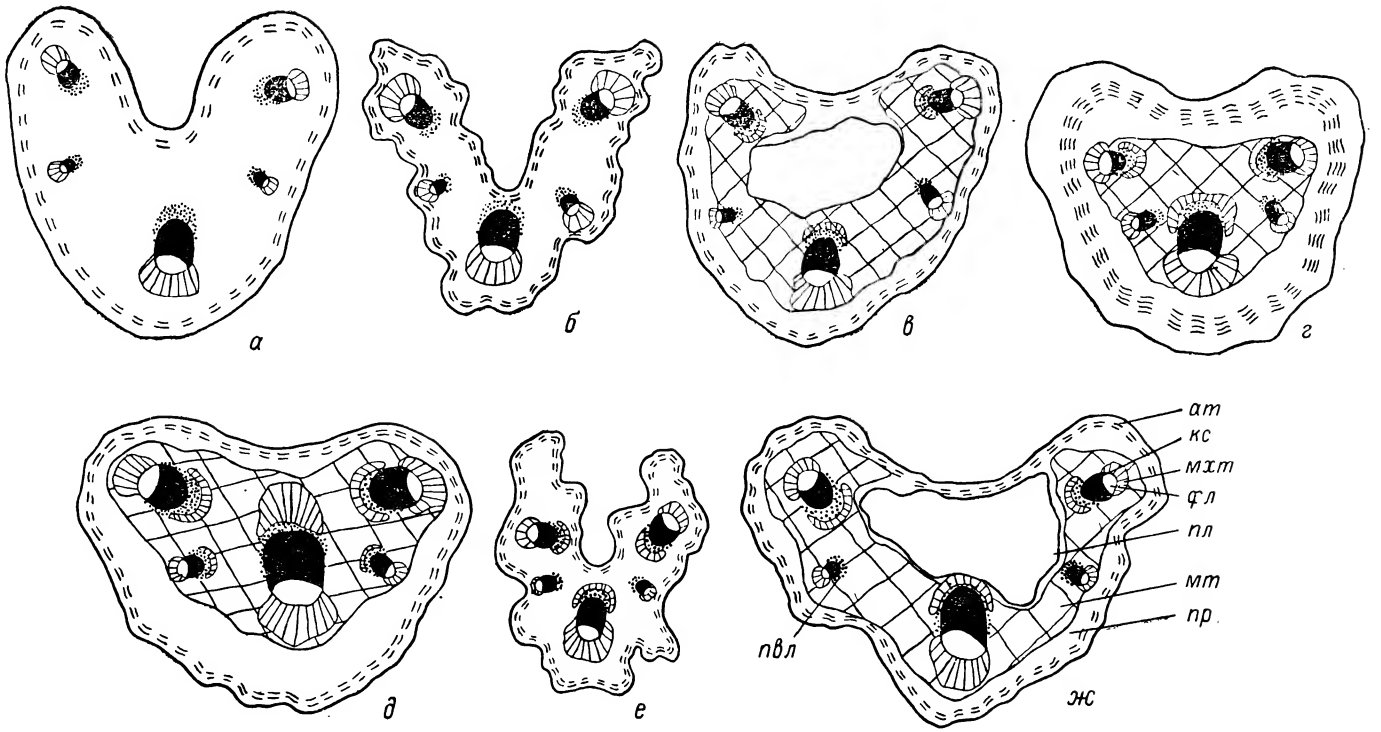



**Рис. 1. Строение черешка некоторых представителей рода *Consolida*.**

Sect. *Macrocirpae*: *а* — *C. ambigua*, *б* — *C. orientalis*; sect. *Consolida*: *в* — *C. regalis*, *г* — *C. divaricata*, *д* — *C. glandulosa*, *е* — *C. pubescens*; sect. *Parviflorae*: *ж* — *C. rigida*.

*ат* — ассимиляционная ткань, *кс* — ксилема, *мт* — межпучковый тяж, *мхт* — механическая ткань, *пвл* — паренхимное влагалище, *пл* — полость, *пр* — паренхима, *фл* — флоэма.

высших растений» (Федоров и др. 1956); для описания типа черешка — классификацией Тамура (Tamura, 1962), а для характеристики механической ткани, окружающей проводящий пучок, — классификацией Кумазава (Kumazawa, 1930). В ходе работы в эти системы были внесены изменения и дополнения.

Для характеристики анатомического строения черешка мы использовали следующие признаки: тип черешка (радиальный или дорзивентральный[1]), форма и очертание среза, наличие или отсутствие полости, толщина черешка (число слоев в наиболее широкой части), наличие или отсутствие ассимиляционной ткани и межпучковой паренхимы с утолщенными стенками (далее будем называть эту ткань межпучковым тяжем), число и относительные размеры проводящих пучков, а также наличие или отсутствие в них вторичного роста, наличие или отсутствие паренхимного влагалища и степень развития механической ткани у проводящего пучка. По расположению этой ткани Кумазава (1930) выделил два типа: A — механическая ткань располагается только с наружной стороны проводящих пучков (рис. 1, *а*, *б*) и R — механическая ткань находится не только с наружной стороны, но и с внутренней, а иногда даже с боковых сторон, полностью окружая пучок. Последний тип мы подразделяем на два: собственно R тип — механическая ткань располагается с наружной и внутренней стороны проводящего пучка (рис. 1, *в*, *г*), и кольцевой $R_к$ — механическая ткань окружает проводящий пучок со всех сторон (см. рис. 3, *а*, *б*).

## Род *Consolida* (DC.) S. F. Gray

Этот род имеет желобчатые черешки дорзивентрального типа. Форма среза подковообразная или уплощенно-седловидная. У ряда видов имеются полости. Ассимиляционная ткань присутствует у всех видов, а наличие или отсутствие межпучкового тяжа является секционным признаком. Проводящих пучков 5—7 (9) амфивазального типа, обычно с хорошо выраженными паренхимными влагалищами. Механическая ткань представлена A и R типами.

По форме среза, наличию или отсутствию полостей и межпучковых тяжей, а также по числу и расположению проводящих пучков черешки всех исследованных нами видов этого рода четко разделяются на 3 группы, соответствующие подразделениям Гута (1895), как это видно из ключа для определения секций.

1. Срезы подковообразные или V-образные, с довольно глубоким желобком. Проводящих пучков 5; M и L[2] — крупные, между ними пара дополнительных маленьких пучков. Механическая ткань A типа, межпучковые тяжи отсутствуют. Ассимиляционная ткань и паренхимные влагалища хорошо выражены. У ряда видов имеются полости . . . . . секция *Macrocarpae*
2. Срезы подковообразные или V-образные, глубина желобка варьирует. Проводящих пучков 5, они такого же типа, как в предыдущей секции. Механическая ткань R типа и промежуточного между A и R типами. Межпучковые тяжи, паренхимные влагалища и ассимиляционная ткань хорошо выражены. У ряда видов имеются полости . . . . . секция *Consolida*
3. Срезы уплощенные, седловидные, с широким и неглубоким желобком. Проводящих пучков 5—7 (9); M и L крупные, дополнительные пучки располагаются между ними и с краю от них, последние всегда более крупные, чем первые. Механическая ткань R типа, встречаются

[1] К радиальному типу мы вслед за Тамура (1962) относим черешки с вентральным пучком, а к дорзивентральному — черешки без вентрального пучка, с дуговым расположением проводящей системы.

[2] M — пучок, расположенный в середине абаксиальной части черешка; L — пара крупных, боковых пучков.

и переходные формы между A и R типами. Межпучковые тяжи и ассимиляционная ткань присутствуют, паренхимные влагалища не всегда хорошо выражены. Полости не обнаружены . . . . . секция *Brevipedunculatae*

Изученные нами для сравнения виды *C. tomentosa* (Aucher ex Boiss.) Schröding. (Ouchak, Phrigia, vers g 10 metr. 9' alt—Bord des sentiers, 16 VII, № 1132 [3] и *C. rigida* (DC.) Bornm. (рис. 1, *ж*) (Syria, inter Bascheya et Bekaa, VII 1846, № 657, Pinard) из двух секций — *Longibracteolatae* Huth ex Trifonova и *Parviflorae* Huth ex Trifonova, не представленных на территории СССР, практически не отличаются по строению черешка от остальных представителей рода *Consolida*. Для того чтобы определить место этих двух секций в системе рода, необходимо более полное и детальное их изучение.

Для разграничения видов внутри рода мы использовали такие признаки, как очертание среза, толщина черешка, число слоев ассимиляционной и механической тканей и степень утолщения наружных стенок эпидермы.

Секция *Macrocarpae* (Huth ex N. Busch) Kem.-Nath.

Нами изучено 2 вида — *C. ambigua* и *C. orientalis*. Общим для них является наличие камбия и еще недифференцированной ксилемы, механической ткани A типа и отсутствие межпучковых тяжей.

У *C. ambigua* (L.) P. W. Ball et Heywood (рис. 1, *а*) черешок отличается от *C. orientalis* формой и очертаниями среза, менее ксероморфными клетками эпидермы с утолщенными наружными стенками и более крупными клетками механической ткани, хотя она менее многослойная (2—4 слоя).

Изученный образец: Крым, юго-западная окраина Судака, среди сорной растительности, 10 VIII 1969, № 10, В. Трифонова.

У *C. orientalis* (J. Gay) Schröding. (рис. 1, *б*) черешок характеризуется V-образной формой среза с извилистыми очертаниями, равномерно утолщенными эпидермальными клетками и более многослойной (6—8 слоев) механической тканью.

Изученный образец: Армянская ССР, Ереван, Аван, на территории Ботанического института АН Арм. ССР, 15 VI 1970, № 27, В. Трифонова.

Секция *Consolida*

Нами изучено 4 вида — *C. regalis*, *C. divaricata*, *C. glandulosa* и *C. pubescens*. У черешков первых 3 видов одинаковые по форме подковообразные срезы с неглубоким желобком (рис. 1, *в*, *г*, *д*), а у черешка *C. pubescens* V-образный срез с извилистыми очертаниями (рис. 1, *е*). Общим для этих видов является наличие 1—2 слоев клеток типа колленхимы, расположенных между эпидермой и ассимиляционной тканью. Последняя у *C. divaricata* многослойная (до 4 слоев), у остальных видов обычно двуслойная. Проводящие пучки представлены вторичными тканями.

*C. regalis* S. F. Gray ssp. *regalis* (рис. 1, *в*; рис. 5, *а*) — черешки характеризуются механической тканью промежуточного типа (между A и R) и полостью в вентральной части среза.

Изученный образец: Северный Кавказ, окр. Новороссийска, юго-западный склон Маркотского хребта, 20 VI 1970, № 176, В. Трифонова.

*C. regalis* ssp. *paniculata* (Host) Soó по строению черешка почти полностью тождествен предыдущему подвиду.

Изученный образец: Северный Кавказ, Дивноморск, обрывистый берег у санатория «Голубая даль», 23 VII 1970, № 188, В. Трифонова.

[3] Там, где не указаны номер, год и фамилия коллектора, они отсутствуют на этикетках.

У *C. divaricata* (Ledeb.) Schröding. (рис. 1, *г*; рис. 5, *б*) черешок имеет механическую ткань R типа и многослойную (до 4 слоев) ассимиляционную ткань. Паренхимные клетки в вентральной части часто разрушаются, образуя полость.

Изученный образец: Армянская ССР, Араратский р-н, окр. сел. Горован, 6 VI 1970, № 183, В. Трифонова.

*C. glandulosa* (Boiss. et Huet) Bornm. (рис. 1, *д*) — черешок характеризуется сильно утолщенными клетками эпидермы и механической тканью R типа.

Изученный образец: Армянская ССР, окр. Вохчаберда, в зарослях дикой пшеницы, 25 VII 1972, М. Галстян и П. Гамбарян.

*C. pubescens* (DC.) Soó (рис. 1, *е*) — черешок на срезе V-образной формы, с извилистыми очертаниями и механической тканью R типа.

Изученный образец: «France, Montpellier, 1883, Tischler».

Секция *Brevipedunculatae* (Huth ex N. Busch) Kem.-Nath.

Изучено 6 видов: *C. rugulosa*, *C. persica*, *C. paradoxa*, *C. camptocarpa*, *C. songorica* и *C. leptocarpa*.

Черешки всех этих видов за исключением *C. paradoxa* характеризуются седловидной формой среза. *C. paradoxa* отличается большой величиной среза, подковообразного, с глубоким желобком.

Для представителей этой секции характерно наличие проводящих пучков, представленных вторичными тканями, с неясно выраженным паренхимным влагалищем, механической ткани R типа и равномерно утолщенных клеток эпидермы, под которой располагаются 2—3 слоя клеток типа колленхимы.

*C. rugulosa* (Boiss.) Schröding. (рис. 2, *а*) отличается от *C. paradoxa* более толстым черешком (16—20 слоев клеток) и меньшим числом слоев (4—5) механической ткани.

Изученный образец: Казахская ССР, окр. Пшук-Нуры, на песчаных склонах холмов, 5 V 1971, № 208, В. Трифонова.

*C. persica* (Boiss.) Schröding. (рис. 2, *б*) имеет несколько более тонкий (15—17 слоев клеток) черешок, чем предыдущий вид, и хорошо развитую (7—8 слоев) механическую ткань.

Изученные образцы: Армянская ССР, Эчмиадзинский р-н, окр. оз. Айгерлич, на песках, 30 VI 1973, № 407, В. Трифонова; юго-западная Туркмения, в 16 км к северу от Кизыл-Арвата, 27 IV 1952, № 1786, Л. Родин и др.

*C. paradoxa* (Bunge) Nevski (рис. 2, *в*). Этот вид, близкий к *C. rugulosa*, отличается от него, как уже было сказано выше, формой и размерами черешка (10—12 слоев клеток).

Изученный образец: Таджикская ССР, подгорное плато на север от станции Душанбе, 12 VI 1914, № 349б, Е. В. Коровин.

*C. camptocarpa* (Fisch. et Mey. ex Ledeb.) Nevski (рис. 2, *г*) по форме среза черешка и его анатомическому строению близка *C. rugulosa* и *C. persica*.

Изученный образец: Туркменская ССР, южные Каракумы, в 35 км юго-западнее г. Теджена, песчаная пустыня с такырами, 27 IV 1963, И. А. Губанов.

*C. songorica* (Kar. et Kir.) Nevski (рис. 2, *д*) характеризуется срезом черешка такой же формы, как у *C. rugulosa* и *C. persica*, но гораздо меньших размеров и с более извилистыми очертаниями.

Изученный образец: Казахская ССР, пески Муюн-кума, в 75 км к югу от Уланбеля по дороге на ст. Чу, серополынный саксаульник, 26 VI 1960, В. Грубов.

*C. leptocarpa* Nevski (рис. 2, *е*) имеет черешок еще меньших размеров, чем у предыдущего вида, более уплощенный, почти без желобка, с очень извилистыми очертаниями среза.

Изученный образец: «Самарканд, на пустырях, у города», 30 V 1895, № 72, С. Коржинский.

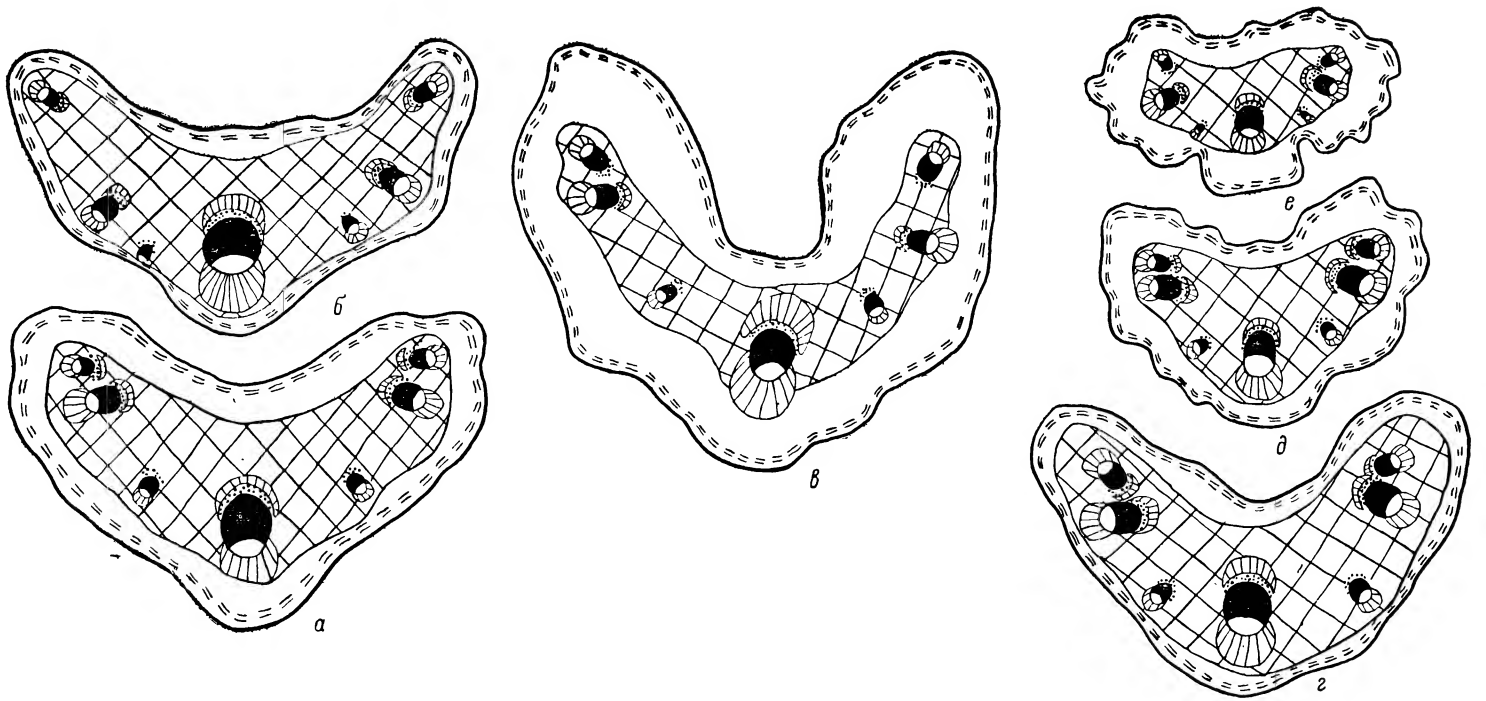



Рис. 2. Строение черешка некоторых представителей рода *Consolida*.

Sect. *Brevipedunculatae*: *а* — *C. rugulosa*, *б* — *C. persica*, *в* — *C. paradoxa*, *г* — *C. camptocarpa*, *д* — *C. songorica*, *е* — *C. leptocarpa*.
Обозначения те же, что на рис. 1.

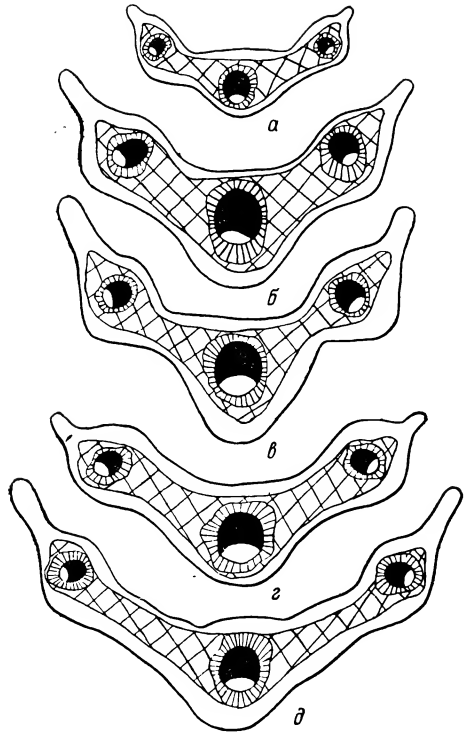



Рис. 3. Строение черешка некоторых представителей рода *Aconitella*.

*а — A. barbata, б — A. anthoroidea, в — A. hohenackeri, г — A. saccata, д — A. aconiti.* Обозначения те же, что на рис. 1.

## Род *Aconitella* Spach

Этот род характеризуется серповидным желобчатым черешком дорзивентрального типа; черешок тонкий (7—10 слоев клеток), с хорошо выраженными утолщениями в месте прохождения проводящих пучков. Ассимиляционная ткань отсутствует. Три проводящих пучка амфивазального типа. Ткани проводящего пучка характеризуются отсутствием вторичного роста и представлены хорошо развитыми элементами метаксилемы и метафлоэмы. Первичные проводящие ткани протоксилемы сильно сдавлены, а протофлоэмы одревесневшие. Межпучковые тяжи хорошо выражены. Механическая ткань кольцевого типа ($R_к$). Для этого рода характерна ярко выраженная ксероморфность клеток эпидермы, они с сильно утолщенными наружными и внутренними стенками, под которыми располагаются клетки типа колленхимы, также с сильно утолщенными, целлюлозными стенками.

Из 10 видов рода *Aconitella* нами было изучено 5. Два из них произрастают на территории СССР.

*A. barbata* (Bunge) Soják (рис. 3, *а*) занимает по форме шпорца промежуточное положение между родами *Consolida* и *Aconitella*, однако черешки ее оказались типичными для представителей последнего рода, только они меньших размеров.

Изученный образец: юго-западная оконечность Киргизского Алатау, низкогорья у г. Джамбула, 18 VIII 1969, Р. Камелин.

*A. anthoroidea* (Boiss.) Soják (рис. 3, *б*) — черешки таких же размеров, как у *A. hohenackeri*, но с более широкой (9—11 слоев) перетяжкой.

Изученный образец: «Kurdistan, Awihing», VIII 1867, C. Haussknecht.

*A. hohenackeri* (Boiss.) Soják (рис. 3, *в*; рис. 5, *в*) отличается от остальных изученных нами видов данного рода формой среза черешка — у него более четко выражены утолщения в месте прохождения проводящих пучков и более узкие (5—6 слоев) перетяжки между ними, а также менее развитые межпучковые тяжи.

Изученные образцы: «Armenia turcica, iter orientale, 1889, № 1336, P. Sintenis»; Грузинская ССР, окр. Аспиндза, на каменистых склонах, 23 VII 1973, № 602, В. Трифонова.

*A. saccata* (Huth) Soják (рис. 3, *г*) по форме и размерам черешков сходен с *A. anthoroidea*.

Изученный образец: «Kurdistania, Mardin: Kischemil, in lapidosis, 28 VI 1888, N 1186, P. Sintenis».

*A. aconiti* (L.) Soják (рис. 3, *д*; рис. 5, *г*) имеет среди видов этого рода самый крупный черешок.

Изученный образец: «Asia minor, ad Hellespontum, 1883, P. Sintenis».

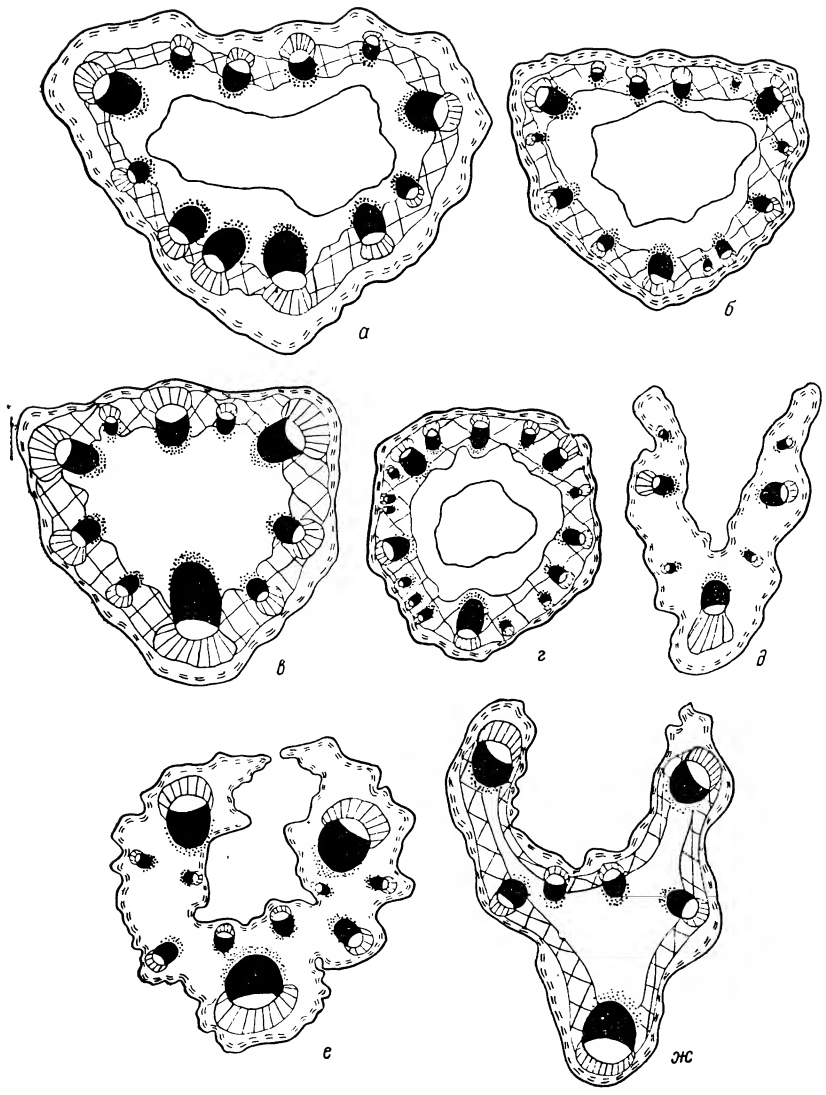



**Рис. 4. Строение черешка некоторых представителей родов *Delphinium* и *Aconitum*.**

*Delphinium* subgen. *Delphinastrum*: *а* — *D. grandiflorum*; subgen. *Oligophyllon*: *б* — *D. ternatum*, *в* — *D. semibarbatum*, *г* — *D. biternatum*; subgen. *Delphinium*: *д* — *D. peregrinum*; *Aconitum*: *е* — *A. anthora*, *ж* — *A. ranunculoides*.
Обозначения те же, что на рис. 1.

## Род *Delphinium* L.

Нами были исследованы представители трех подродов — *Delphinastrum*, *Oligophyllon* и *Delphinium* в понимании В. Н. Димитровой (1970б). Виды двух первых подродов характеризуются гранисто-цилиндрическими черешками радиального типа с большим числом (8—18) проводящих пучков, механической тканью А типа и хорошо выраженным межпучковым тяжем. У представителя более молодого и продвинутого подрода *Delphinium* черешки уже более специализированные — дорзивентрального типа с меньшим числом проводящих пучков (7). Межпучковый тяж отсутствует.

### Подрод *Delphinastrum* (DC.) Peterm.

*D. grandiflorum* L. (рис. 4, *а*; рис. 5, *д*) имеет черешок с 8—12 проводящими пучками, часто с полостью в центральной части.

Изученный образец: «Сибирь, Иркутская губ. Балаганский уезд, окр. улуса Замотского, степной луг», 9 VII 1911, Н. Мальцев.

Подрод *Oligophyllon* Dimitrova

*D. ternatum* Huth (рис. 4, *б*) — черешок очень крупный, число проводящих пучков достигает 16.

Изученный образец: Таджикская ССР, южный склон Гиссарского хребта, левобережье р. Варзоб, окр. кишл. Деамалик, 1800 м над ур. м., 14 VII 1964, № 10524, Чукавина и др.

*D. semibarbatum* Bieb. ex Boiss. (рис. 4, *в*) имеет черешки меньших размеров, чем у предыдущего вида, без центральной полости. Число проводящих пучков варьирует от 8 до 12.

Изученный образец: долина р. Чу, Нижне-Чуйский совхоз, в 45 км от г. Фрунзе, по степным буграм, 1937, № 1, Черняковская.

*D. biternatum* Huth (рис. 4, *г*) имеет крупный, почти цилиндрический черешок, с 14—18 проводящими пучками.

Изученный образец: «Семиречинская обл., окр. г. Верного, 16 VII 1887, Килломан».

Подрод *Delphinium*

*D. peregrinum* L. (рис. 4, *д*) — черешок желобчатый, более продвинутого дорзивентрального типа, межпучковые тяжи отсутствуют, проводящих пучков 7.

Изученный образец: «Lot-et-Garonne, 4 IX 1911, Jean Jean».

## Род *Aconitum* L.

Нами исследовано два вида: тип рода *A. anthora* и *A. ranunculoides*.

Лоне (Lonay, 1901), Шродингер (Schrödinger, 1914) и Тамура (Tamura, 1962) приписывают роду *Aconitum* черешки радиального типа, не указывая, черешки каких именно листьев (стеблевых или прикорневых) они исследовали. Как показали наши исследования, стеблевые листья обоих видов имеют желобчатые черешки радиального типа со срезом V-образной формы, с хорошо выраженными паренхимными влагалищами, ассимиляционной и механической тканью А типа.

*A. anthora* L (рис. 4, *е*) — срез черешка V-образной формы с 9—11 проводящими пучками.

Изученный образец: «Fl. Hungarica, Sárhegy ad opp. Gyöngyös, alt. 450 m., 21 IX, J. B. Kimerec et G. Timko».

*A. ranunculoides* Turcz. ex Ledeb. (рис. 4, *ж*) — черешок отличается от *A. anthora* меньшим числом (7—9) проводящих пучков.

Изученный образец: «Каларский район, верховье Калара, в районе оз. Аммудиха, долина ручья, лиственничные насаждения, 5 VIII 1932, № 655, Н. Савич».

## ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование анатомического строения черешка родов *Consolida*, *Aconitella*, *Delphinium* и *Aconitum* показало, что по строению проводящих пучков и прилегающих к ним тканей они близки к однодольным.

Дальнейшее более детальное изучение представителей этих четырех родов даст возможность проследить их филетические связи и наметить возможные пути эволюции.

Мы полагаем, что эволюция шла, вероятно, от черешков радиального типа, характерного для всего многолетнего рода *Aconitum* и наиболее примитивных подродов *Delphinium* (многолетнего *Delphinastrum* и однолетнего, но еще с клубнями *Oligophyllon*), через редукцию вентрального и дополнительных пучков у ряда неизвестных нам форм к однолетним представителям рода *Delphinium* с черешком дорзивентрального типа, характерного для подрода *Delphinium*. По строению черешка к нему наиболее близок род *Consolida*, представленный исключительно однолет-

ними видами и имеющий более специализированное строение репродуктивных органов.

Внутри этого рода наметилось два пути развития. С одной стороны от подрода *Delphinium* могла возникнуть группа ксероморфных растений, представленных секцией *Brevipedunculatae*. Эта секция характеризуется черешками с тем же числом и порядком расположения проводящих пучков, что и в подроде *Delphinium*, но отличается от последнего формой среза черешка, наличием межпучковых тяжей и более продвинутым типом механической ткани. С другой стороны, дальнейшая редукция числа проводящих пучков характерна для группы видов секции *Macrocarpae*. Эта секция, связанная с подродом *Delphinium* общим ареалом, как и этот подрод, имеет черешки без межпучковых тяжей с механической тканью А типа. К секции *Macrocarpae* с глубокожелобчатыми черешками ближе всего секция *Consolida* с черешками подобной же формы, но у большинства видов менее желобчатыми. Характерным для видов этой секции является наличие межпучковых тяжей и проникновение механических клеток в центральную часть черешка, а также наличие механической ткани переходного типа (между А и R) и R типа.

Дальнейшая специализация, выражающаяся в уменьшении числа проводящих пучков в черешке, утрате ассимиляционной функции с одновременным усилением механической, была связана с образованием самой молодой и продвинутой группы видов — родом *Aconitella*.

Данные нашей работы подтверждают правильность гипотезы Ворсдела (Worsdell, 1908) и Тамура (1962, 1964), согласно которой в сем. *Ranunculaceae* черешки радиального типа с вентральными пучками являются более примитивными, чем дорзивентральные. Этой же точки зрения придерживается и Шродингер (1914), указавший, что дорзивентральный тип строения черешка встречается у более продвинутых групп. Утверждение Замелс и Паэгле (Zamels, Paegle, 1927), что черешки радиального типа — наиболее продвинутые, кажется нам ошибочным.

Что касается дальнейшего развития черешков радиального типа, то здесь мы можем дополнить данные Тамура (1964) о двух основных путях их эволюции в сем. *Ranunculaceae* — редукции вентрального пучка или увеличении числа проводящих пучков. На примере исследованных нами видов видно, что эволюция черешков радиального типа может идти комбинированным способом — путем уменьшения числа проводящих пучков с одновременной редукцией вентрального пучка.

Таким образом, проведенные исследования не только еще раз подтвердили диагностическую ценность анатомического строения черешка, но и показали возможность применения этих данных для выявления филетических связей в сем. *Ranunculaceae*.

В заключение приношу глубокую благодарность моему научному руководителю А. Л. Тахтаджяну, а также В. К. Василевской и А. П. Меликяну за ценные советы и методические указания.

## ЛИТЕРАТУРА

Димитрова В. Н. (1970а). Анатомо-морфологическая характеристика корней живокости в связи с систематикой рода. Сб. научн. сообщ. Дагест. отд. ВБО, 2. — Димитрова В. Н. (1970б). Филогенетические связи между подродами рода *Delphinium* L. и ближайшим родом *Consolida* (DC.) S. F. Gray. Сб. научн. сообщ. Дагест. отд. ВБО, 2. — Димитрова В. Н. (1971). Виды рода *Delphinium* L. на Кавказе. Автореф. канд. дисс. Махачкала. — Трифонова В. И. (1973а). Биосистематическое исследование кавказских видов рода *Consolida* (DC.) S. F. Gray. I. Бот. ж., 58, 4.— Трифонова В. И. (1973б). Биосистематическое исследование кавказских представителей рода *Consolida* (DC.) S. F. Gray. Тез. докл. V делег. съезда ВБО. Киев.— Трифонова В. И. (1974). О находке *Consolida glandulosa* (Boiss. et Huet) Bornm. в Армянской ССР. Бот. ж., 59, 3. — (Trifonova V. I.) Трифонова В. И. (1975). A comparative anatomical research of seed coat and petiole in the genus *Consolida* (DC.) S. F. Gray and *Aconitella* Spach. Тез. докл. XII МВК. — Федоров А. А., М. И. Кирпичников и З. Т. Артюшенко. (1956). Атлас по описательной морфологии высших растений. — Huth E. (1895). Monographie der Gattung *Delphinium*. Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch., Pflanzengeogr. — Kuma-

z a w a O. (1930). Studies of the structure of japanese of *Ranunculus* Journ. Fac. Sci. Hokkaïdo, III, Bot., II, 3. — L o n a y H. (1901). Contribution à l'anatomie des Renonculacées. Arch. Inst. Bot. Liêge, III. — P e t i t L. (1887). Des pétiole des dicotylédones au point de vue de l'anatomie comparée et de la taxonomie. Mem. Soc. Sci. Phys. natur. Bordeaux, III, 3. — S c h r ö d i n g e r R. (1914). Das Laublatt der Ranunculaceen. Abhandl. Zool. Bot. Ges., 8. — T a m u r a M. (1962). Taxonomical and phylogenetical consideration of the *Ranunculaceae*. Acta Phytotax. Geobot. XX. — T a m u r a M. (1964). Morphology, ecology and phylogeny of the *Ranunculaceae*, III, Sci. Repertorum, Osaka, 13, 1. — T r o l l W. (1932). Über Diplophyllie und verwandte Erscheinungen der Blattbildung. Planta, 15, 2. — W o r s d e l l W. C. (1908). A study of the vascular system in certain orders of the *Ranales*. Ann. Bot., XXII. — Z a m e l s A., B. P a e g l e. (1927). Untersuchungen über den anatomischen Bau der Blattstiele in der Gattung *Pulsatilla* Tourn. Acta Hort. Bot. Univ. Latvien, II.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 X 1976.

---

*УДК 005 : 582.632.2 (478.9)*

**Г. Л. Тышкевич**

# СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ БУКА, ПРОИЗРАСТАЮЩЕГО В МОЛДАВИИ

G. L. TYSHKEVICH. SYSTEMATICAL POSITION OF BEECH GROWING IN MOLDAVIA

С целью определения систематического положения бука, произрастающего в Молдавии, проведено изучение его морфологии и анатомического строения листьев и древесины. По большинству таксономически важных признаков бук из Молдавии близок к *Fagus sylvatica* L., хотя имеет свои особенности: бóльшие размеры листовых пластинок и большее число пар боковых жилок, существенные различия в длине верхних и нижних листочков купулы, низкий коэффициент формы орешков, несколько меньшие размеры пыльцевых зерен, более ксероморфное строение листьев и древесины. Бук из Молдавии имеет наибольшее сходство с подольским экотипом *F. sylvatica*.

Бук в Молдавии находится на границе своего естественного ареала. Насаждения его занимают северные, северо-восточные и северо-западные склоны в северо-западной части молдавских Кодр — на Центрально-Молдавской возвышенности. Они расположены на высоте 280—400 м над ур. м.

Кодры и соседняя, южная Подолия представляют собой окраину Карпатско-северобалканского рефугиума лесной растительности с третичного периода (Зеленецкий, 1891; Сочава, Липатова, 1952). Климат Кодр переходный от умеренно-влажного и теплого к континентальному. Согласно лесотипологическому анализу климата Молдавии, проведенному Д. В. Воробьевым (Гейдеман и др., 1964), по тепловому режиму Кодры относятся к зоне умеренно-теплого климата (сумма положительных температур $T$ от 104 до 124°) и частично, на высотах более 300 м над ур. м. — к зоне умеренного ($T$ менее 104°). По показателю влажности для Кодр характерен свежий климат. Здесь имеется дефицит влаги (годовое количество осадков 550 мм).

По основным показателям климат Кодр если и не является оптимальным для бука, то не создает препятствий для его роста.

Под буковыми лесами Кодр формируются преимущественно бурые лесные почвы, характеризующиеся оглиненностью почвенного профиля и почти полным отсутствием или слабым перемещением коллоидов, они отличаются высокой степенью насыщенности основаниями, нейтральной или слабокислой реакцией, высоким содержанием гумуса в верхних горизонтах.

Условия произрастания бука в Кодрах не могли не сказаться на его морфологической структуре, анатомическом строении органов, биолого-экологических свойствах.

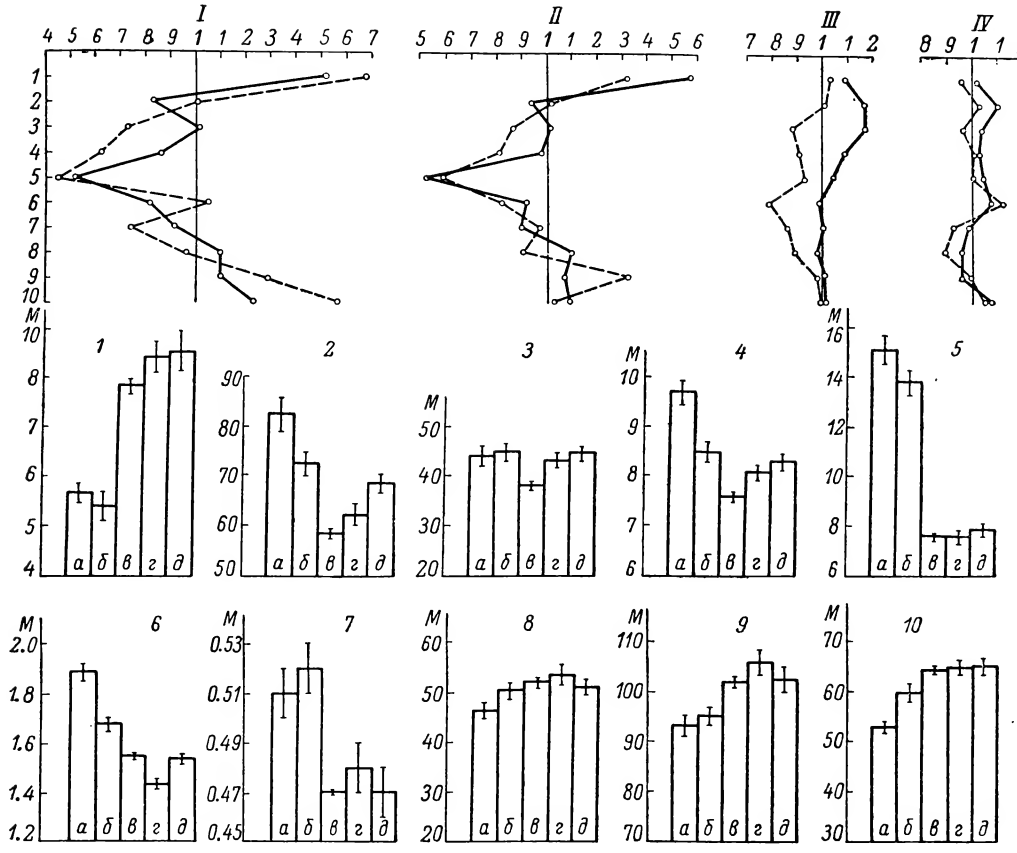



Рис. 1. Изменчивость морфологических признаков листьев молодых деревьев бука из Молдавии в сравнении с разными видами бука и их средние значения.

*I* — сопоставление величины и формы листьев бука из Молдавии (*сплошная ломаная линия*) и изменчивости σ (*прерывистая ломаная линия*) с их величиной, формой и изменчивостью у *Fagus orientalis* (*прямая линия*); *II* — то же у *F. taurica* (*прямая линия*); *III* — *F. sylvatica* (*прямая линия*); *IV* — *F. sylvatica* var. *podolica* (*прямая линия*).

Средние значения и доверительные интервалы морфологических признаков листьев бука: *1* — длина черешка (мм), *2* — длина пластинки (мм), *3* — ширина пластинки (мм), *4* — число пар боковых жилок, *5* — отношение длины пластинки к длине черешка, *6* — отношение длины к ширине пластинки, *7* — коэффициент формы, *8* — угол ответвления второй жилки (градусы), *9* — угол основания пластинки (градусы), *10* — угол верхушки (градусы); *а* — *Fagus orientalis*, *б* — *F. taurica*, *в* — *F. sylvatica*, *г* — *F. sylvatica* var. *podolica*, *д* — бук из Молдавии.

О систематическом положении этого бука в литературе нет определенных данных, за исключением краткой характеристики В. Н. Андреева (1957), который относит его к *Fagus sylvatica*. Чтобы подойти к решению этого вопроса, мы провели сравнительное изучение морфологии, анатомического строения листьев и древесины бука из Молдавии и бука, произрастающего в других географических районах.

Бук в Молдавии — дерево, достигающее высоты 25—30 м с диаметром ствола до 0.8—1 м. Ствол прямой цилиндрический с гладкой корой белопепельного цвета. Встречаются старые пни толщиной более 2 м. *F. sylvatica* в Карпатах и *F. orientalis* на Кавказе имеют бо́льшие размеры.

Крона занимает 40—45% длины ствола и имеет широкоокруглую форму. Широкая крона характерна и для европейского бука с Карпат. Восточный бук имеет яйцевидную или пирамидальную крону.

Побеги у бука из Молдавии, как и у европейского, тонкие, гладкие. Однолетние побеги светло-коричневого цвета, опушенные, позднее голые. У *F. orientalis* побеги более толстые и всегда шерстисто-опушенные.

Вегетативные почки у бука из Молдавии имеют веретеновидную форму, постепенно заострены к верхушке и покрыты черепитчато расположенными кроющими чешуйками. Число чешуй в среднем 29—31. Длина почек 2—2.5 см, диаметр в самой широкой части 3—4 см. Почки европейского

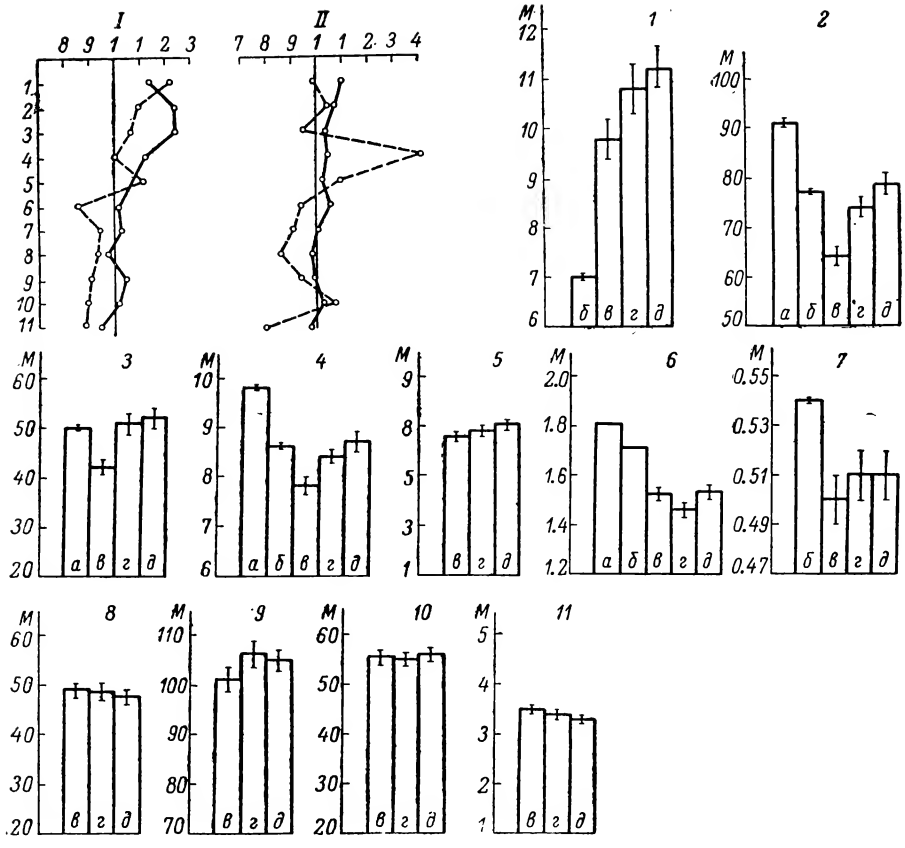



Рис. 2. Изменчивость морфологических признаков листьев взрослых деревьев бука из Молдавии в сравнении с разными видами бука и их средние значения.

*I* — сопоставление величины и формы листьев бука из Молдавии (*сплошная ломаная линия*) и изменчивости σ (*прерывистая ломаная линия*) с величиной, формой и изменчивостью у *F. sylvatica* (*прямая линия*); *II* — то же у *F. sylvatica* var. *podolica* (*прямая линия*).
Средние значения и доверительные интервалы морфологических признаков листьев бука: *1* — длина черешка (мм), *2* — длина пластинки (мм), *3* — ширина пластинки (мм), *4* — число пар боковых жилок, *5* — отношение длины пластинки к длине черешка, *6* — отношение длины к ширине пластинки, *7* — коэффициент формы, *8* — угол ответвления второй жилки (градусы), *9* — угол основания пластинки (градусы), *10* — угол верхушки (градусы), *11* — число листьев на укороченных побегах. *а* — *F. orientalis*, *б* — *F. taurica*, *в* — *F. sylvatica*, *г* — *F. sylvatica* var. *podolica*, *д* — бук из Молдавии.

бука с Карпат имеют меньшие размеры и меньше чешуй. Цветочные почки более крупные, слегка однобокие.

Листья бука из Молдавии эллиптической формы, наиболее широкая часть находится в середине листа. Верхушка листа заостренная, основание несколько асимметричное. Край листа волнисто-зубчатый. С нижней стороны листья опушены по жилкам светлыми полуприжатыми волосками.

Нами проведено биометрическое изучение листьев бука у взрослых деревьев из разных географических районов и у молодых в географических культурах, созданных нами в Молдавии (рис. 1 и 2). Характеристику листьев взрослых деревьев бука восточного мы приводим по данным Е. В. Вульфа (1935), крымского — по материалам Г. И. Поплавской (1927).

Отбор листьев бука для изучения и сравнительный анализ их морфологических признаков мы провели по методу Я. Ентыс-Шаферовой (1959). Этот графический метод дает очень наглядные результаты. Он заключается в том, что при сравнении двух или нескольких форм одна из них принимается в качестве сравнительной единицы и с ней сопоставляются отклонения признаков других изучаемых форм.

На графиках (рис. 1, *I—IV*; рис. 2, *I*, *II*) по вертикали цифрами *1—10* обозначены признаки листьев: длина черешка, длина пластинки, ширина пластинки, число пар боковых жилок, отношение длины пластинки к длине

черешка, отношение длины к ширине пластинки, коэффициент формы, угол ответвления второй жилки, угол основания пластинки, угол верхушки.

Эти признаки расположены в таком порядке, что в верхней части помещены признаки количественные, или признаки величины (*1—4*), т. е. такие, которые изменяются в зависимости от величины листа. В нижней части находятся признаки, которые можно назвать признаками формы (*5—10*). У взрослых деревьев, кроме того, определялось еще число листьев на укороченных побегах (*11*).

Сравнительная единица обозначается прямой вертикальной линией, пронумерованной цифрой 1. Цифры справа от центральной единицы и слева на горизонтальной оси означают десятые доли этой единицы: направо 1.1, 1.2, 1.3 и т. д.; налево 0.9, 0.8 и т. д.

Определяя отношение величины того или иного признака у изучаемой формы к величине того же признака у сравнительной единицы, получаем точки, которые затем соединяем прямыми линиями. Таким образом, получаем ломаную линию, отношение которой к вертикальной линии есть отношение величины и формы листьев молдавского бука к листьям пробы *F. orientalis* (рис. 1, *I*), *F. taurica* (рис. 1, *II*), *F. sylvatica* (рис. 1, *III*), *F. sylvatica* var. *podolica* (рис. 1, *IV*).

Для того чтобы ориентироваться и в изменчивости листьев у сравниваемых форм, мы на тех же графиках сопоставляем и средние квадратические отклонения σ. Отношение средних квадратических отклонений признаков изучаемой формы к сравнительной единице представлено на графиках прерывистыми ломаными линиями.

Наилучшими признаками для распознания видов являются те, которые, отличаясь по средним арифметическим, в то же время обнаруживают небольшую изменчивость у каждого из сравниваемых видов.

Нами установлено, что для бука наиболее важное систематическое значение имеют следующие признаки: число пар боковых жилок, коэффициент формы, отношение длины пластинки к ее ширине, угол основания и верхушки. По этим признакам листья разных видов бука имеют достоверные различия в средних арифметических и низкий уровень изменчивости.

Листья бука, произрастающего в Молдавии, существенно отличаются от листьев *F. orientalis* Lipsky по всем видовым признакам, от листьев *F. taurica* Popl. — по четырем признакам, а от листьев *F. sylvatica* L. — только по одному признаку — числу пар боковых жилок.

Сопоставление на графиках величины и формы листьев бука из Молдавии, *F. sylvatica*, *F. orientalis* и *F. taurica* (рис. 1) показывает принадлежность молдавского бука к виду *F. sylvatica* и исключает отнесение его к видам *F. orientalis* и *F. taurica*. При этом во всех случаях мы имеем дело с листьями европейского бука, у которых есть свои индивидуальные особенности, но построены по общему плану, характерному для этого вида.

По величине и форме листьев бук из Молдавии очень близок к подольскому (рис. 1 и 2). По морфологическим признакам листьев разница между буком из Молдавии и Подолии недостоверная. Исключение составляют длина пластинки и отношение длины к ширине пластинки. У бука из Молдавии эти величины несколько больше.

Изучение мужских цветков показало, что по форме и размерам их отдельных элементов бук из Молдавии почти не отличается от европейского с Карпат и Подолии (рис. 3).

На графиках по вертикали цифрами обозначены следующие признаки генеративных органов бука: *1* — длина околоцветника тычиночных цветков, *2* — отношение длины околоцветника к длине отгиба, *3* — длина пыльника, *4* — длина тычиночной нити, *5* — длина купулы, *6* — длина ножки купулы, *7* — длина верхних листочков купулы, *8* — длина нижних листочков купулы, *9* — длина орешков, *10* — ширина орешков, *11* — коэффициент формы орешков.

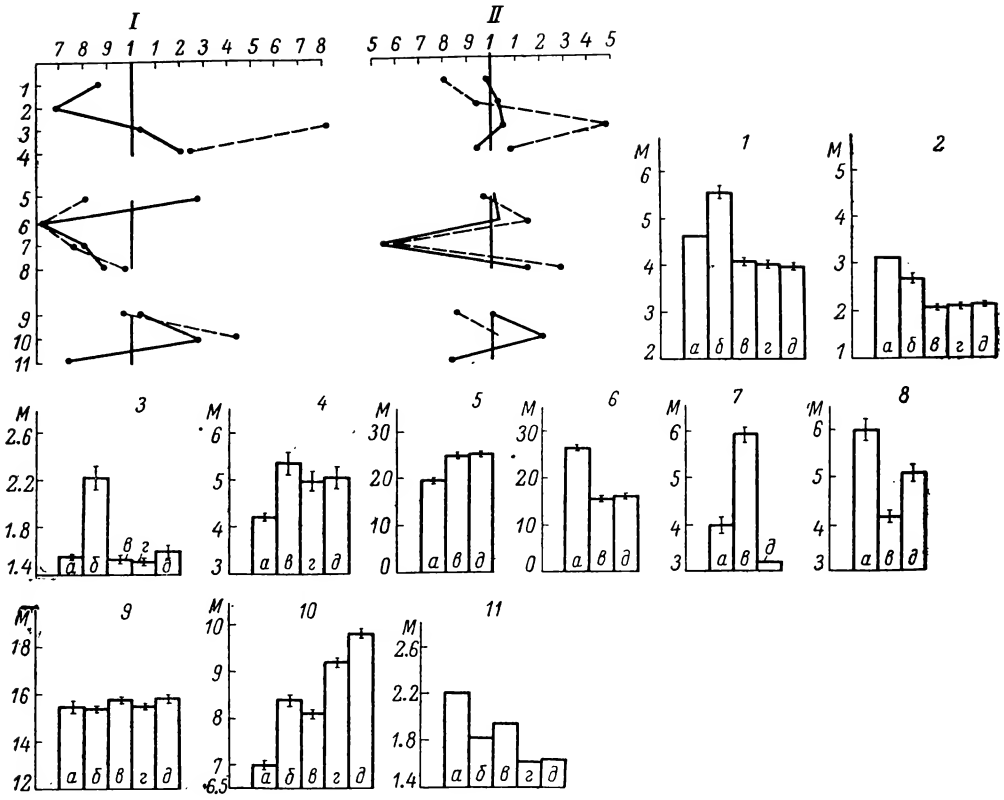



Рис. 3. Изменчивость морфологических признаков генеративных органов бука из Молдавии по сравнению с разными видами бука и их средние значения.

*I* — сопоставление величины и формы генеративных органов бука из Молдавии (*сплошная ломаная линия*) и изменчивость σ (*прерывистая ломаная линия*) с их величиной и формой и изменчивостью у *F. orientalis* (*прямая линия*); *II* — то же у *F. sylvatica* (*прямая линия*).
Средние значения и доверительные интервалы морфологических признаков генеративных органов бука: *1* — длина околоцветника тычиночных цветков (мм), *2* — отношение длины околоцветника к длине отгиба, *3* — длина пыльника (мм), *4* — длина тычиночной нити (мм), *5* — длина купулы (мм), *6* — длина ножки купулы (мм), *7* — длина верхних листочков купулы (мм), *8* — длина нижних листочков купулы (мм), *9* — длина орешков (мм), *10* — ширина орешков (мм), *11* — коэффициент формы орешков.
*а* — *F. orientalis*, *б* — *F. taurica*, *в* — *F. sylvatica*, *г* — *F. sylvatica* var. *podolica*, *д* — бук из Молдавии.

Изучалось по 100—150 цветков. Околоцветник узкоколокольчатой формы с 5—6 ланцетовидными долями, опушен белыми, иногда темными волосками. Нет существенных различий в длине трубки и отгиба околоцветника. Длина околоцветника и отношение его длины к длине отгиба имеют низкий уровень изменчивости или близкий к нему.

От восточного и крымского бук из Молдавии существенно отличается по строению и размерам тычиночных цветков (рис. 3). Характеристику мужских цветков бука восточного мы приводим по данным Вульфа (1935), а крымского — по данным Поплавской (1927). По большинству признаков разница достоверная.

Принимая во внимание уровень изменчивости признаков мужских цветков бука и достоверность их различий, мы пришли к выводу о наиболее важном значении для систематики бука таких признаков генеративных органов, как длина околоцветника и отношение его длины к длине отгиба. По этим признакам бук из Молдавии близок к *F. sylvatica*.

Из признаков купулы наиболее важное систематическое значение имеют ее длина и различие в длине верхних и нижних листочков. Изучалось по 350 купул у каждой исследованной формы. По первому признаку бук из Молдавии близок к европейскому, а по второму — к восточному; у него отмечено существенное различие в длине верхних и нижних листоч-

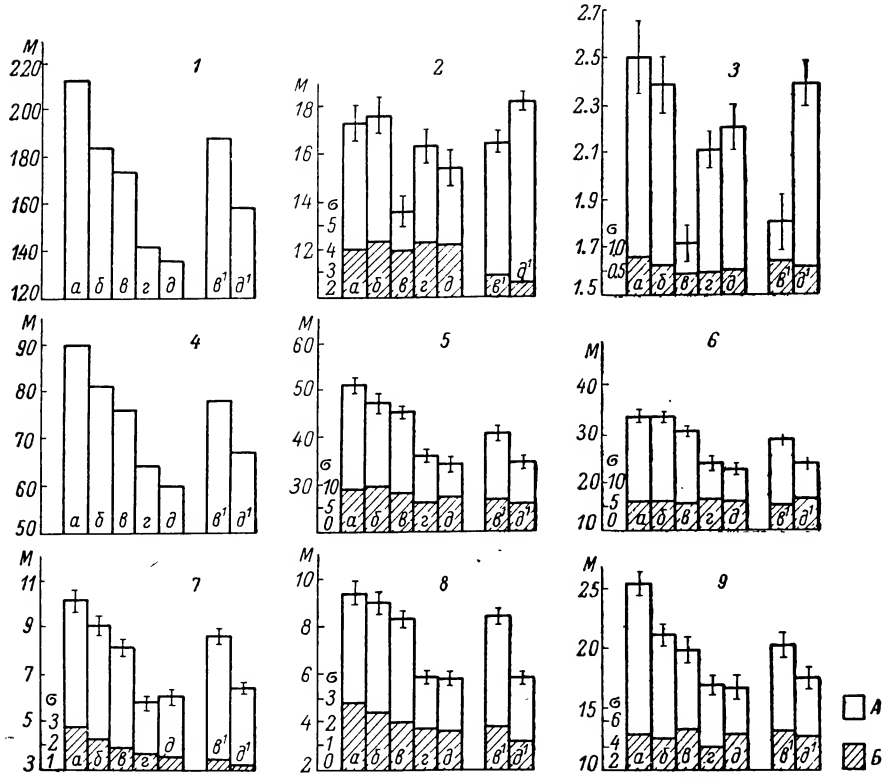



**Рис. 4. Средние значения, доверительные интервалы и средние квадратические отклонения анатомических признаков листьев бука.**

*1* — толщина листовой пластинки (мкм), *2* — толщина верхней эпидермы (мкм), *3* — толщина наружной стенки верхней эпидермы (мкм), *4* — толщина столбчатой паренхимы (мкм), *5* — длина клеток первого ряда столбчатой паренхимы (мкм), *6* — длина клеток второго ряда столбчатой паренхимы (мкм), *7* — ширина клеток первого ряда столбчатой паренхимы (мкм), *8* — ширина клеток второго ряда столбчатой паренхимы (мкм), *9* — длина устьиц (мкм).
Молодые деревья: *а* — *Fagus orientalis*, *б* — *F. taurica*, *в* — *F. sylvatica*, *г* — *F. sylvatica* var. *podolica*, *д* — бук из Молдавии. Взрослые деревья: *в*¹ — *Fagus sylvatica*, *б*¹ — бук из Молдавии.
*А* — средняя арифметическая *М*, *Б* — среднее квадратическое отклонение σ.

ков (рис. 3). Характеристику купулы восточного бука мы приводим по данным Вульфа (1935).

По орешкам буки разных видов и из разных районов произрастания различаются мало (рис. 3). Изучалось по 450 орешков у каждой исследованной формы. Биометрические показатели орешков бука восточного мы привели по данным А. М. Шутяева (1972). Степень изменчивости длины и ширины орешков низкая. Бук из Молдавии существенно отличается от бука из других районов по ширине орешков: у него они более широкие и значение коэффициента формы орешков самое низкое (1.62).

Пыльца бука, произрастающего в Молдавии, не отличаясь в общем по строению и окраске от пыльцы *F. sylvatica*, имеет несколько меньшие размеры экваториального диаметра и полярной оси и более крупные поры (Тышкевич, Ковшова, 1976).

Бук, произрастающий в Молдавии, имеет характерные особенности и в анатомической структуре листьев и древесины. На рис. 4 приведены данные анатомического строения листьев взрослых деревьев бука из разных географических районов и молодых из географических культур. Световые листья брали с верхушек деревьев. Для исследования использовалось по 50 листьев каждого вида. Срезы изготавливались из участков листьев, расположенных по обе стороны от главной жилки в средней части каждой половины листа. Проводилось по 100 измерений каждого признака. По восточному буку (взрослые деревья) мы приводим данные И. И. Чхубианишвили (1949).

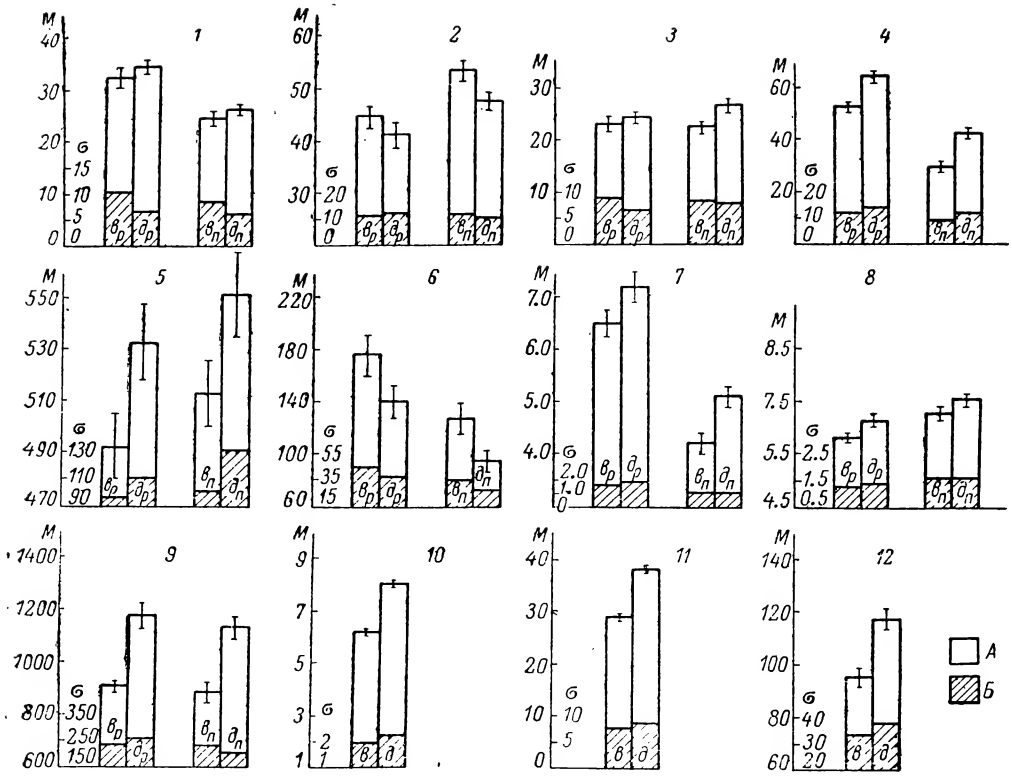



Рис. 5. Средние значения, доверительные интервалы и средние квадратические отклонения анатомических признаков древесины бука.

*1* — объем сосудов (%), *2* — объем древесных волокон (%), *3* — объем паренхимы и сердцевинных лучей (%), *4* — тангентальный диаметр сосудов (мкм), *5* — длина члеников сосудов (мкм), *6* — густота сосудов (на 1 мм² поперечного сечения), *7* — диаметр полостей волокон (мкм), *8* — толщина стенок волокон (мкм), *9* — длина волокон (мкм), *10* — высота однорядных сердцевинных лучей (число клеток), *11* — высота многорядных сердцевинных лучей (число клеток), *12* — высота широких сердцевинных лучей (число клеток).

*Fagus sylvatica*: $g_р$ — ранняя, $g_п$ — поздняя древесина; бук из Молдавии: $д_р$ — ранняя, $в_п$ — поздняя древесина.

*А* — средняя арифметическая *М*, *Б* — среднее квадратическое отклонение $\sigma$.

Бук из Молдавии по сравнению с европейским с Карпат отличается более ксероморфным строением листьев. Они имеют более толстую эпидерму с более толстыми наружными стенками, меньшие размеры клеток мезофилла и устьиц.

По анатомическому строению листьев бук из Молдавии наиболее близок к подольскому.

Эти особенности строения листьев бука из Молдавии связаны с его большей засухоустойчивостью, выработавшейся в процессе длительного развития в условиях напряженного водного режима.

Качественный анатомический анализ древесины показал отсутствие различий в строении бука из Молдавии и европейского с Карпат. Но установлены четкие различия в соотношении тканей и размерах анатомических элементов (рис. 5). Число измерений в зависимости от признака составляло 30—1800 для каждой изученной формы.

Бук из Молдавии по сравнению с европейским с Карпат и восточным с Кавказа характеризуется меньшим объемом водопроводящих тканей. По восточному буку мы воспользовались данными А. А. Яценко-Хмелевского (1946, 1947). Объем механических элементов у молдавского бука больше, чем у карпатского, и меньше, чем у восточного. Объем паренхимы и сердцевинных лучей у молдавского бука несколько меньше, чем у европейского с Карпат, но больше, чем у восточного с Кавказа.

Бук из Молдавии по сравнению с европейским и восточным характеризуется мелкоклеточностью (это отмечено и для листьев). У него меньше

диаметр и длина члеников сосудов, меньше размеры клеток древесных волокон, меньше толщина стенок механических элементов.

Таким образом, бук, произрастающий в Молдавии, по большинству признаков очень близок к *F. sylvatica*, но имеет и свои особенности: бóльшие размеры листовых пластинок и большее число пар боковых жилок, существенные различия в длине верхних и нижних листочков купулы, низкий коэффициент формы орешков, несколько меньшие размеры пыльцевых зерен, более ксероморфное строение листьев и древесины. Из географических экотипов *F. sylvatica* он ближе всего к подольскому; на особенности листьев последнего обратил внимание Запалович (Zapałowicz, 1908) и дал ему название *F. sylvatica* var. *podolica* Zap.

Мы не считаем целесообразным присваивать молдавскому буку новое название, а относим его к *F. sylvatica* var. *podolica* Zap.

## ЛИТЕРАТУРА

Андреев В. Н. (1957). Деревья и кустарники Молдавии, 1.— Вульф Е. В. (1935). Кавказский бук, его распространение и систематическое положение. Бот. ж., 20, 5. — Гейдеман Т. С., Б. Ф. Остапенко, Л. П. Николаева, М. С. Улановский, Н. В. Дмитриева. (1964). Типы леса и лесные ассоциации Молдавской ССР. — Ентыс-Шаферова Я. (1959). Графический метод сравнения растительных форм. Ж. Польской Акад. наук, IV, 1 (13). — Зеленецкий Н. А. (1891). Отчет о ботанических исследованиях Бессарабской губернии.— Поплавская Г. И. (1927). Материалы по изучению изменчивости крымского бука. Ж. Русск. бот. общ., 12, 1—2. — Сочава В. Б., В. В. Липатова. (1952). Распространение бука в лесах Молдавии. Тр. БИН АН СССР, сер. III, 3. — Тышкевич Г. Л., Г. А. Ковшова. (1976). Микроспорогенез и развитие мужского гаметофита *Fagus sylvatica* L. Бот. ж., 61, 6. — Чхубианишвили И. И. (1949). О строении листа восточного бука. Изв. АН Арм.ССР, Биол. и сель-хоз. науки, 6. — Шутяев А. М. (1972). Изменчивость семян бука восточного. Лесоведение, 5. — Яценко-Хмелевский А. А. (1946). Изменения в составе и строении древесины восточного бука (*Fagus orientalis* Lipsky) в зависимости от возраста, высоты над уровнем почвы и внешних условий. Изв. АН АрмССР. Естеств. науки, 5. — Яценко-Хмелевский А. А. (1947). Очерк анатомического строения древесины восточного бука (*Fagus orientalis* Lipsky). Изв. АН АрмССР. Естеств. науки, 6. — Zapałowicz B. (1908). Krytyczny przeglad roslinnosci Galicyi. Krakow.

Кишиневский
сельскохозяйственный институт.

Получено 21 IV 1976.

---

*УДК 581.4 : 005 : 582.572.2*

**Н. Д. Агапова**

# НОВЫЙ ПРИЗНАК В СИСТЕМАТИКЕ РОДА *ORNITHOGALUM* L. *(LILIACEAE)*

N. D. AGAPOVA. A NEW CHARACTER IN TAXONOMY OF THE GENUS *ORNITHOGALUM* L. (*LILIACEAE*)

Как неоднократно отмечалось в литературе (Feinbrun, 1941; Zahariadi, 1962, 1965; Cullen, Ratter, 1967, и др.), систематика *Ornithogalum* еще разработана недостаточно. Впервые систему рода создал Бейкер (Baker, 1873), 6 подродов которого принимаются и теперь. Основой деления на подроды в системе Бейкера служат такие признаки, как форма соцветия и окраска долей околоцветника.

Долгое время род *Ornithogalum* оставался вне поля зрения систематиков. Лишь в 60-е годы нашего века Захариади детально исследовал средиземноморскую часть этого рода и сделал попытку коренного пересмотра системы Бейкера (Zahariadi, 1965). Он привлек много новых диагностических признаков (строение оболочки семени, морфология луковицы, анатомическое строение листа, завязи, тип прорастания и др.), большин-

ство которых можно изучить только на живых растениях. Основываясь на новых признаках, Захариади разделил средиземноморских представителей рода (часть подрода *Beryllis* (Salisb.) Baker, подрод *Ornithogalum*= *Heliocharmos* Baker и подрод *Myogalum* (Link) Peterm.) на 14 подродов и 26 секций.

Большинство выделенных групп, на наш взгляд (Агапова, 1967), отражает внутриродовые родственные связи, поэтому система Захариади — несомненный шаг вперед. Однако трудно согласиться с тем, что из подродов *Beryllis* и *Ornithogalum* выделены подроды, которые приравнены по рангу друг другу, и в то же время такие подроды, как *Myogalum*, *Cathissa* (Salisb.) Baker и *Caruelia* (Parl.) Baker, сохранили прежний ранг и в новой системе.

Это объясняется тем, что признакам, положенным в основу деления на подроды и секции, не всегда придается один и тот же ранг; в результате этого некоторые признаки в пределах этих групп перекрываются. Захариади использовал целый ряд признаков, которым классическая систематика почти не уделяла внимания. Нелегко дать им таксономическую оценку, иногда она бывает спорной, не всегда ясен ранг такого признака, как тип прорастания. Прежде считалось, что этот признак характеризует таксоны более высокого ранга, чем вид, например род (Васильченко, 1936, 1946). В последнее время установлен разный тип прорастания не только в пределах рода, но даже у близких видов и внутри вида (Smith, 1975).

Для некоторых признаков оказалось очень важным учитывать их изменение в онтогенезе. В частности, форма и положение цветоножки (дуговидная, прижатая к оси соцветия, преломленная), а также ее относительная длина значительно меняются на разных стадиях развития соцветия. Это касается и других признаков.

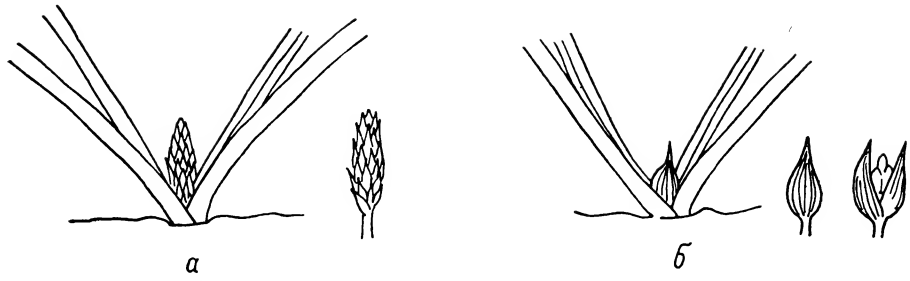
Возвратимся к классическому признаку — форме соцветия. Подроды *Beryllis* и *Ornithogalum* различаются по нему следующим образом:

*Beryllis*: соцветие — удлиненная, цилиндрическая кисть, многоцветковая (до 100—200 цветков); длина ее в среднем в 3 раза превышает ширину; цветоножки равной длины.

*Ornithogalum*: соцветие — более или менее удлиненная, укороченная или почти щитковидная кисть, малоцветковая (до 30 цветков), удлиняющаяся при плодах; длина не более, чем вдвое, превышает ширину; нижние цветоножки большей частью длиннее верхних.

Нетрудно видеть, что различия выражаются количественными признаками. В некоторых случаях у представителей *Beryllis* длина кисти и число цветков почти такие же, как у видов подрода *Ornithogalum*. Это может привести к выводу, что принципиальных различий в строении соцветия у данных подродов нет. Однако при исследовании ранних этапов развития ряда видов *Ornithogalum* нам удалось выявить качественный признак, на основании которого легко разграничить эти подроды. Многолетние наблюдения над видами обоих подродов в природе и на коллекционном участке в Ботаническом саду Ботанического института АН СССР показали, что они хорошо различаются по форме соцветия на ранней стадии его развития. У видов подрода *Beryllis* соцветие в период появления в основании розетки листьев напоминает колос (см. рисунок, *а*): каждый бутон прикрыт своим прицветником, и они плотно прилегают друг к другу. У видов подрода *Ornithogalum* соцветие на ранней стадии напоминает почку (часто с заостренным концом), которая заключена в самые крупные прицветники двух нижних цветков соцветия (см. рисунок, *б*).

Эти особенности формы соцветия на ранней стадии их развития мы наблюдали в подроде *Beryllis* у видов *O. ponticum* Zahar., *O. flavescens* Lam., *O. fischerianum* Krasch., *O. brachystachys* C. Koch, *O. arcuatum* Stev., *O. schelkovnikovii* Grossh., *O. magnum* Krasch. et Schischk. и в подроде *Ornithogalum* у видов *O. sintenisii* Freyn, *O. fimbriatum* Willd., *O. woronowii* Krasch., *O. gussonei* Ten., *O. umbellatum* L., *O. refractum* Kit., *O. sigmoideum* Freyn et Sint., *O. balansae* Boiss., *O. transcaucasicum* Miscz. ex Grossh., *O. montanum* Cyr., *O. oreoides* Zahar., *O. tempskyanum* Freyn et Sint.




Форма соцветия на ранней стадии его развития.

*а* — в подроде *Beryllis*, *б* — в подроде *Ornithogalum*.

Нам представляется, что подроды *Beryllis* (по крайней мере его средиземноморская часть) и *Ornithogalum* имеют достаточно четкие различия, в том числе по указанному признаку, и заслуживают сохранения в ранге подродов. Возможно, что форма соцветия на ранней стадии его развития окажется перспективным признаком не только для представителей других подродов птицемлечника, но и для родов трибы *Scilleae* и позволит более четко различать разные типы кистевидных соцветий.

Интересно также отметить, что у большинства видов подрода *Ornithogalum* мейоз протекает в то время, когда соцветие еще в луковице. В момент появления оно находится на более поздней стадии развития, чем у видов подрода *Beryllis*. Митозы в пыльце происходят быстро, с незначительным разрывом во времени у разных цветков соцветия. У видов подрода *Beryllis* мейоз происходит вне луковицы. Митозы в пыльце происходят постепенно, иногда со значительной разницей во времени у нижних и верхних цветков.

## ЛИТЕРАТУРА

Агапова Н. Д. (1967). Цитосистематическое исследование кавказских представителей рода *Ornithogalum* L. Автореф. канд. дисс. Ленинград. — Васильченко И. Т. (1936). О значении морфологии прорастания семян для систематики растений и истории их происхождения. Тр. БИН АН СССР, сер. 1, 3. — Васильченко И. Т. (1946). К вопросу об эволюционном значении морфологических особенностей прорастания цветковых растений. Сб. научных работ, выполненных в Ленинграде за 3 года Великой Отечественной войны (1941—1943). БИН АН СССР, Л. — Baker J. G. (1873). Revision of the genera and species *Scilleae* and *Chlorogaleae*. Linn. Soc. J. Bot., 13.— Cullen J., J. A. Ratter. (1967). Taxonomic and cytological notes on turkish *Ornithogalum*. Notes Royal Bot. Garden, Edinburgh, 27, 3. — Feinbrun N. (1941). The genus *Ornithogalum* in Palestine and neighbouring countries. Palest. J. Bot., ser. 2 (1940). — Smith B. W. (1975). Biosystematics of Asien-Eastern American disjuncts Phryma, Mitchella. XII Intern. Bot. Congress. Abstracts, Leningrad. — Zahariadi C. (1962). Charactéres morphologiques, anatomiques et biologiques dans la taxonomie du genere *Ornithogalum*. Rev. Biol. Republ. Popular. Roman., 7, 1. — Zahariadi C. (1965). Sous-genres et sections Mésogéens du genre *Ornithogalum* L. et la valeur comparative de leurs caractéres différentiales Rev. Roum. Biol., ser. bot., 10, 4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 27 I 1977.

УДК 581.9+581.524.4] (571.65/.66)

С. С. Харкевич, Т. Г. Буч, В. Ю. Баркалов,
М. Ю. Горшков, А. Е. Кожевников

# ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ОСТРОВА ВЕРХОТУРОВА В БЕРИНГОВОМ МОРЕ

S. S. KHARKEVICH, T. G. BUCH, V. YU. BARKALOV, M. YU. GORSHKOV, A. E. KOJEVNIKOV. FLORA AND VEGETATION OF THE ISLAND OF VERKHOTUROV IN THE BERING SEA

В результате проведенных 23 VII—3 VIII 1975 г. исследований на о. Верхотурова в Беринговом море на площади около 7 км² выявлены более 280 видов и 6 разновидностей сосудистых растений, относящихся к 53 семействам и 145 родам. Впервые для СССР приводятся *Castilleja unalaschcensis* (Cham. et Schlecht.) Malte и *Taraxacum carneocoloratum* Nels., свидетельствующие о связях с флорами Алеутских островов и Аляски. Выявлены новые местонахождения эндемов Дальнего Востока *Cardamine victoris* N. Busch, *Oxytropis ajanensis* (Regel et Tiling) Bunge и *Bryanthus gmelinii* D. Don. Новинкой для Северо-Восточной Азии является *Juncus minutulus* V. Krecz. et Gontsch.

Ботаников, занимающихся изучением растительного мира Камчатской области, не мог не заинтересовать уединенный необитаемый остров Верхотурова, затерявшийся в юго-западной части Берингова моря. Возможность для посещения острова представилась благодаря любезности руководства рыболовецкого колхоза им. А. М. Горького (с. Тиличики Олюторского р-на), предоставившего для высадки и снятия отряда МРС (малый рыболовный сейнер). Исследования проводились с 23 VII по 3 VIII 1975 г.

Остров Верхотурова расположен в северной части Карагинского залива (рис. 1), между мысом Ильпинским (около 20 км) и о. Карагинском (около 40 км). Площадь острова около 700 га. В административном отношении он входит в состав Олюторского р-на Корякского национального округа Камчатской области.

Литературные сведения об острове очень ограниченные (Вяткин, 1972; Кривохижин, Сипливинский, 1974). Рельеф гористый. Наивысшая точка не превышает 400 м над ур. м. Наиболее древними и самыми распространенными породами являются верхнемеловые полого падающие лавовые потоки пироксеновых базальтов, диабазов и спилитов, объединяемых в верхотуровскую свиту, мощность которой достигает 300—350 м. Современный отдел представлен в северной части острова морскими отложениями (галечники, пески) — (рис. 2).

Остров вытянут в меридиональном направлении почти на 5 км, в ширину — на 1.5—2 км. В северной части он окаймлен песчано-галечниковой отмелью, достигающей ширины 150—200 м и переходящей в крутой откос высотой около 20 м. Древняя морская терраса, прорезанная двумя текущими на северо-запад ручьями, постепенно поднимается на юг. В юго-восточной части, на высоте около 30 м, выражено плато. Западный и восточный берега скалисты и активно абрадируются. На западном берегу имеется два небольших водопада. Бухты и заливы открытого типа, с многочисленными кекурами и грядами подводных скал.

Климат холодный, морской. Сильные ветры, низкие температуры и частые туманы препятствуют развитию древесной растительности. Из древесных растений представлена лишь каменная береза *Betula ermanii* в виде кустарника до 1.5—2 м высоты, ютящаяся в самых защищенных местах по понижениям вдоль ручьев в северо-западной части. Ольховник камчатский *Duschekia sinuata* ssp. *kamtschatica* растет в основном в виде шпалерной формы. Кедровый стланик *Pinus pumila* почти отсутствует (мы встретили лишь один небольшой куст).

На острове, особенно в его северо-западной части, преобладает травяная растительность океанического типа. В северной части на песчано-галечниковой отмели выражена разреженная литоральная галофильная растительность, в состав которой входят *Mertensia maritima*, *Honkenya*

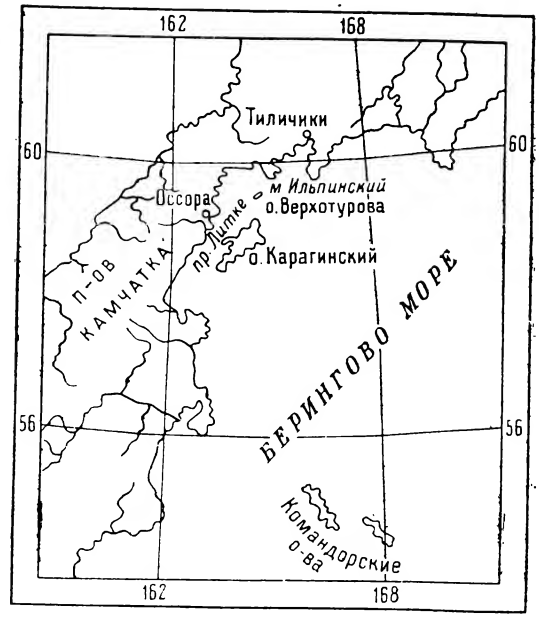



**Рис. 1.** Местоположение острова Верхотурова.

*peploides*, *Lathyrus aleuticus*, *Senecio pseudoarnica* и др. Выше по профилю развиты приморские луга главным образом с колосняком *Leymus arenarius* ssp. *mollis*, с большим участием *Chamaenerion angustifolium*, *Geranium erianthum*. В северо-западной части острова в массе произрастает довольно редкий папоротник *Botrychium lunaria*, особи которого отличаются мощным развитием. Вдоль ручьев много хвоща *Equisetum arvense*, злаков (*Arctagrostis arundinacea*, *Arctopoa eminens*), осоки *Carex gmelinii*.

Откос древней морской террасы покрыт красочным разнотравьем. Здесь в массе растут *Allium sibiricum*, *Erigeron komarovii*, *Hedysarum hedysaroides* ssp. *arcticum*, *Parnassia palustris*. Нередко целые куртины образует *Salix arctica*. В местах, где совсем недавно стаял снег, очень живописные лужайки создают одновременно цветущие *Oxytropis revoluta*, *Lagotis glauca*, *Lloydia serotina*, *Primula cuneifolia*, *Saxifraga merckii* и др.

На коренной террасе вдоль ручьев по защищенным местам на богатых аллювиальных дерновых почвах развиты фрагменты высокотравных сообществ, образованные *Calamagrostis langsdorffii*, *Angelica gmelinii*, *Cacalia hastata*, *Aruncus*, *dioicus* var. *kamtschaticus*, *Cirsium kamtschaticum*, *Veratrum oxysepalum*, *Sanguisorba officinalis*, ольховником, *Sorbus sambucifolia*, ивами.

На плато в юго-восточной части острова развиты луга, состоящие из *Calamagrostis langsdorffii*, *Trisetum sibiricum*, с почти сплошным ковром из *Chamaepericlymenum suecicum*. Везде на лугах много княженики *Rubus arcticus*.

На обедненных почвах склонов и на приводораздельных участках развиты злаковые луга с участием *Juncus beringensis*, *Luzula parviflora*, *Artemisia arctica*, *Anemone narcissiflora* ssp. *sibirica*, *Polygonum viviparum*, *Delphinium brachycentrum* и др.

На склонах, особенно юго-восточной экспозиции, развиты травяно-кустарничковые тундры, образованные *Salix arctica*, *S. reticulata*, *Rhododendron aureum*, *Claytonia acutifolia*, *Valeriana capitata*, *Pedicularis verticillata*, *Gentiana glauca* и др.

Незащищенные, обдуваемые места, лишенные зимой снегового покрова, заняты сообществами горно-тундрового типа, главным образом «верещатниками», образованными *Empetrum sibiricum*, *Arctous alpina*, *Ledum decumbens*, *Loiseleuria procumbens*, *Diapensia obovata*, *Vaccinium uliginosum*,



Рис. 2. Вид на остров Верхотурова с севера (с песчано-галечниковой отмели).

*V. minus* со значительным участием *Salix arctica*, *S. sphenophylla*, *Hierochloë alpina*, *H. odorata*, *Trisetum molle*, *T. spicatum*, *Potentilla stolonifera*, *Campanula lasiocarpa*, *Parrya nudicaulis*. Характерная для горных тундр в других районах *Phyllodoce coerulea* встречается редко. Совершенно не представлены такие роды, как *Cassiope*, *Arnica* и др.

К концу июля—началу августа небольшие снежники сохранились лишь в нескольких местах в долине ручьев на северо-западных склонах. Многолетних снежников на острове нет. У кромки тающего снега развиты разреженные сообщества, образованные *Primula cuneifolia*, *Trollius membranostylis*, *Sibbaldia procumbens*, *Pedicularis oederi*, *P. lanata* и др.

На солифлюкционных шлейфах сплошные ковры создают цветущие *Rhododendron camtschaticum*, *Oxytropis revoluta*, *Pedicularis chamissonis*, *Artemisia arctica*. На дренированных бровках аспект создает *Hedysarum hedysaroides* ssp. *arcticum*. В нескольких местах на плато в верховьях ручьев мы наблюдали фрагменты осоково-пушицевой кочкарной тундры.

Болота на острове развиты слабо. На небольших площадях выражены эвтрофные и мезотрофные болота с *Eriophorum polystachyon*, *Carex rariflora*, *Calamagrostis holmii*, *Comarum palustre*, *Galium trifidum* и др.

В северной части острова находится болото, имеющее в длину около 100 м. Питается оно небольшим ручейком, заросшим ивняком. Вблизи ручейка на болоте господствуют *Carex cryptocarpa* и *Eriophorum medium*. Часто встречается *Carex rariflora*. Моховой ярус образован зелеными мхами. Поверхность этой части болота ровная. В нижней части болота, расположенной ближе к береговому уступу и отличающейся бугристой поверх-

ностью, фон образует *Eriophorum polystachyon*. В нижнем ярусе господствует сфагнум. На сфагнуме довольно много *Carex dioica* ssp. *gynocrates* и *Triglochin palustre*.

Кое-где на плакорах, а также на склонах мы наблюдали висячие сфагновые болотца с *Andromeda polifolia*, *Rubus chamaemorus*, *Saxifraga hirculus*, *Malaxis monophyllos*.

Вдоль ручьев, у выхода ключей встречаются *Iris setosa*, *Saxifraga bracteata*, однолетняя *Koenigia islandica*, *Epilobium bongardii*, *E. hornemannii*, *E. palustre*.

Осыпи на острове развиты слабо. Из характерных для них растений можно привести, пожалуй, лишь *Artemisia glomerata*, *Papaver microcarpum*, *Campanula uniflora* и *Oxytropis longipes*, встречающиеся кое-где на западном и южном берегах. Очень живописно выглядят осыпи на южном берегу, покрытые массой оранжевых цветков мака. На влажных скалах и россыпях много цветущей *Cochlearia fenestrata*. Кажется странным отсутствие на острове такого типичного для осыпей эндема ВосточнойАзии, как *Dicentra peregrina* (Rudolph) Makino.

Рудеральная растительность представлена слабо. Под скалами, заселенными морскими колониальными птицами, в изобилии росла *Urtica dioica* ssp. *platyphylla*.

Некоторые виды растений, в частности *Dendranthema arcticum*, *Cochlearia fenestrata* и другие, свойственные прибрежной полосе, встречались до самых вершин. Это объясняется, по-видимому, импульверизацией солей, вызванной сильными юго-восточными ветрами, господствующими в течение вегетационного периода.

Согласно схеме флористического районирования Северо-Восточной Азии Б. А. Юрцева (1974), о. Верхотурова относится к Восточно-Корякскому округу Анадырско-Пенжинской подпровинции Анадырско-Корякской провинции Бореальной области.

Приводим перечень собранных нами видов [1] с некоторыми данными по их распространению в разных частях острова, экологии и обилию. Виды, впервые указанные для острова А. И. Кривохижиным и В. Н. Сипливинским (1974), отмечены звездочкой.

*Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. — Расщелины скал, южн., редко.

*Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A. Gray. — Вдоль ручьев, в зарослях кустарников, часто.

*Thelypteris phegopteris* (L.) Sloss. — Среди кустарников, южн., редко.

*Woodsia ilvensis* (L.) R. Br. — Сухие склоны, скалы, южн., редко.

*Botrychium boreale* Milde. — Склон морской террасы, сев., редко.

*B. lunaria* (L.) Sw. — Песчано-галечник. отмель, заросли колосняка, очень часто.

**Equisetum arvense* L. — Вдоль ручья, сев., массово.

*E. sylvaticum* L. — Кустарничково-лишайник. тундра, сев., часто.

*E. variegatum* Schleich. — Склоны морской террасы, сев., редко.

*Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. s. str. — Заросли ольховника и рябины, центр., редко.

*H. selago* ssp. *arctica* (Tolm.) A. et D. Löve. — Горная тундра, центр., единично, часто; заросли кустарников, центр., редко.

*Lycopodium annotinum* L. s. str. — Заросли кустарников, центр., редко.

*L. annotinum* ssp. *pungens* (Desv.) Hult. — Кустарничково-лишайник. тундра, сев., редко.

*Selaginella sibirica* (Milde) Hieron. — Сухие склоны, почти повсеместно.

**Pinus pumila* (Pall.) Regel. — Морская терраса, сев., один куст.

*Juniperus sibirica* Burgsd. — Сухие склоны, скалы, центр. и южн., редко.

*Triglochin palustris* L. — Сырые места, вост., часто.

---

[1] В большинстве случаев наименования видов приведены в соответствие со «Сводом дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX)» С. К. Черепанова (1973).

*Arctagrostis arundinacea* (Trin.) Beal. — Песчано-галечник. отмель, у ручья, редко.

*Arctopoa eminens* (C. Presl) Probat. — Песчано-галечник. отмель, сев., часто.

*Bromus arcticus* Shear. — У ручья, сев., редко.

*Calamagrostis deschampsioides* Trin. — Песчано-галечник. отмель, у ручья, редко.

*C. holmii* Lange. — Сфагновое болотце, у ручья, редко.

*C. langsdorffii* (Link) Trin. — Берега ручьев, заросли кустарников, повсеместно, массово.

*C. sesquiflora* (Trin.) Tzvel. — Луговины, сев.-вост., редко.

*Deschampsia borealis* (Trautv.) Roshev. — У ручьев, сев., редко.

*D. brevifolia* R. Br. — Заросли кустарников, центр., редко.

*Elymus macrourus* (Turcz.) Tzvel. — Щебнисто-глинист. склоны морского берега, часто.

*E. mutabilis* (Drob.) Tzvel. — Скалы берегового уступа, сев., заросли.

*Festuca altaica* Trin. — Сухие склоны, кустарничково-лишайник. тундра, редко.

*F. brachyphylla* Schult. et Schult. f. — Щебнистые пятна горной тундры, сев., центр., редко.

*F. rubra* L. — Задернованные склоны, сев., редко.

*Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult. — Горная и кустарничково-лишайник. тундры, часто.

*H. odorata* (L.) Beauv. — Незадернованный склон, юго-запад., массово.

**Leymus arenarius* (L.) Hochst. ssp. *mollis* (Trin.) Tzvel. — Песчано-галечник. отмель, сев., массово.

*L. interior* (Hult.) Tzvel. — Сухие склоны, каменистые осыпи, центр., редко.

*Poa alpigena* (Blytt) Lindm. — У ручья на песчано-галечник. отмели, часто.

*P. arctica* R. Br. — Сфагновое болотце в верховье ручья, сев., массово.

*P. glauca* Vahl. — У скальной вершины сопки, центр., редко.

*P. malacantha* Kom. — Сухие склоны, редко.

*P. platyantha* Kom. — Песчано-галечник. отмель, у ручья, сев., массово.

*P. pratensis* L. s. l. — Песчано-галечник. отмель, у ручья, сев., часто (опред. Н. С. Пробатова).

*Trisetum molle* (Michx.) Kunth s. str. — Луговины и каменистые россыпи, вост., часто.

*T. molle* ssp. *alascanum* (Nash) Rebristaja. — Луговины, вост., редко.

*T. sibiricum* Rupr. — Разнотравное плато, склоны, сев.-вост., южн., массово.

*T. spicatum* (L.) K. Richt. — Склоны прибрежной террасы, сев., редко.

*Carex atrofusca* Schkuhr. — Луговины, юго-вост., часто.

*C. caespitosa* L. — Платообразная вершина, юго-зап., редко.

*C. capillaris* L. — Заболоченные участки, юго-зап., редко.

*C. dioica* L. ssp. *gynocrates* (Wormsk.) Hult. — Сфагновое болотце, сев., зап., редко.

*C. fuliginosa* Schkuhr ssp. *misandra* (R. Br.) W. Dietr. — Горная тундра, повсеместно.

*C. fuscidula* V. Krecz. ex Egor. — Кустарничково-лишайник. тундра, сев., редко.

*C. globularis* L. — Горная тундра, центр., часто.

*C. gmelinii* Hook. et Arn. — Щебнисто-каменист. участок берега, вост., массово.

*C. mackenziei* V. Krecz. — Песчано-галечник. отмель, сев., редко.

*C. podocarpa* R. Br. — Луговины, зап., часто.

*C. rariflora* (Wahl.) Smith. — Сфагновые болотца, почти повсеместно.

*C. scirpoidea* Michx. — Склоны, центр., редко.

*C. soczavaeana* Gorodk. — Горная тундра, западинка, центр., редко.

*C. tripartita* All. — Горная тундра, центр., редко.

*C. vaginata* Tausch. — Сфагновые болотца, почти повсеместно.

*C. vanheurckii* Muell. — Сухие склоны, южн., центр., часто.

*Eriophorum medium* Anderss. — Заболоченные участки, юго-зап., редко.

*E. polystachyon* L. — Сфагновые болотца, сырые луга, сев., центр., массово.

*E. russeolum* Fries. — Сфагновые болотца, юго-зап., редко.

*E. scheuchzeri* Hoppe. — Пушицево-моховое болотце, сев., редко.

*E. vaginatum* L. — Сфагновые болотца, сырые луга, центр., юго-зап., редко.

*Juncus beringensis* Buchenau. — Склоны, у ручьев, сев., часто.

*J. biglumis* L. — Берега ручьев, сырые участки, сев., редко.

*J. castaneus* Smith ssp. *leucochlamys* (Zing. ex V. Krecz.) Hult. — Берега ручьев, сев., часто.

*J. haenkei* E. Mey. — Склоны у ручьев, сев., часто.

*J. minutulus* V. Krecz. et Gontsch. — Болотистый голый берег ручья, сев.-вост., один раз, массово.

*J. triglumis* L. — Заболоченный участок, сев., редко.

*Luzula capitata* (Miq.) Kom. — Задернованные склоны, почти повсеместно.

*L. multiflora* (Retz.) Lej. ssp. *kjellmanniana* (Miyabe ex Kudo) Tolm. — Луговины, вост., часто.

*L. oligantha* Sam. — У ручьев, сев., часто.

*L. parviflora* (Ehrh.) Desv. ssp. *melanocarpa* (Michx.) Tolm. — Кустарничково-лишайник. тундра, сев., часто.

*L. unalaschkensis* (Buchenau) Satake ssp. *camtschadalorum* (Sam.) Tolm. — Кустарничково-лишайник. тундра, центр., редко.

**Allium sibiricum* L. — Разнотравно-луговые склоны прибрежной террасы, сев., массово, аспект.

*A. strictum* Schrad. — Щебнисто-глинист. склоны, зап., редко.

*Fritillaria camschatcensis* (L.) Ker-Gawl. — Склоны, сев., центр., редко.

*Lloydia serotina* (L.) Reichb. — Расщелины скал, каменистые осыпи, почти повсеместно.

*Majanthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt. — Травянистые склоны, южн., редко.

*Tofieldia coccinea* Richards. — Кустарничково-лишайник. тундра, горная тундра, часто.

*Veratrum oxysepalum* Turcz. — Берега ручьев, сев., редко.

*Iris setosa* Pall. ex Link. — Берега ручьев, заросли кустарников, сев., редко.

*Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm. — Луговые участки, сев.-вост., редко.

*Corallorhiza trifida* Chatel. — Заросли ольховника, сев., очень редко.

*Malaxis monophyllos* (L.) Sw. — Висячее сфагновое болотце, сев.-вост., редко.

*Salix alaxensis* Cov. — Берега ручьев, сев., заросли, часто.

*S. arctica* Pall. ssp. *arctica*. — Берега ручьев, склоны, сев., центр., вост., часто.

*S. arctica* ssp. *crassijulis* (Trautv.) A. Skvorts. — Берега ручьев, сев., заросли, часто.

**S. fuscescens* Anderss. — Склоны, сев., центр., редко.

*S. lanata* L. — Берега ручьев, овраги, сев., центр., часто.

**S. polaris* Wahl. — Щебнистые склоны, у ручьев, заросли, редко.

*S. reticulata* L. — Склоны, у ручьев, горная тундра, центр., часто.

*S. sphenophylla* A. Skvorts. — Берега ручьев, горная тундра, часто.

*S. udensis* Trautv. et Mey. — Берега ручьев, сев., редко.

*Betula ermanii* Cham. — Западины, зап., заросли, редко.

*B. middendorfii* Trautv. et Mey. — Кустарничково-лишайник. тундра, в понижениях, редко.

*B. nana* L. ssp. *exilis* (Sukacz.) Hult. — Кустарничково-лишайник. тундра, сев., часто.

**Duschekia sinuata* (Regel) Pouzar ssp. *kamtschatica* (Regel) Holub. — В основном шпалерная форма. Склоны, западины и овраги, почти повсеместно.

*Urtica dioica* L. ssp. *platyphylla* (Wedd.) P. Medvedev. — Подножье обрывов, вост., часто.

*Aconogonon tripterocarpum* (A. Gray) Hara. — Кустарничково-лишайник. тундра; сев., часто.

*Koenigia islandica* L. — Болотца, берега ручьев, сев., часто.

*Oxyria digyna* (L.) Hill. — Берега ручьев, почти повсеместно.

*Polygonum bistorta* L. ssp. *ellipticum* (Willd. ex Spreng.) Petrovsky. — Горная тундра, почти повсеместно.

*P. viviparum* L. — Горная тундра, почти повсеместно.

*Rumex arcticus* Trautv. — Заболоченные участки, сев., редко.

*R. lapponicus* (Hiit.) Czernov. — Заболоченные участки, редко.

*Chenopodium viride* L. — Литораль, сев., очень редко.

*Claytonia acutifolia* Pall. ex Schult. — Кустарничково-лишайник. тундра, часто.

*Montia lamprosperma* Cham. — Болотца у ручьев и ключей, редко.

*Cerastium beeringianum* Cham. et Schlecht. — Скалы, каменистые осыпи, почти повсеместно.

*C. maximum* L. — Разнотравно-луговые склоны прибрежной террасы, сев., редко.

*Dianthus repens* Willd. — Скалы, каменистые россыпи, почти повсеместно.

*Gastrolychnis affinis* (J. Vahl ex Fries) Tolm. et Kozhanczikov. — Тундры, сев., редко.

**Honkenya peploides* (L.) Ehrh. — Литораль, сев., часто.

*Minuartia macrocarpa* (Pursh) Ostenf. — Кустарничково-лишайник. тундра, сев., редко.

*M. stricta* (Sw.) Hiern. — Склоны прибрежной террасы, сев., редко.

*M. verna* (L.) Hiern. — Склоны, южн., редко.

*Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl. — Берега ручьев, сев., редко.

*Sagina intermedia* Fenzl. — Берега ручьев, сев., редко.

*Silene acaulis* (L.) Jacq. — Скалы, центр., юго-зап., редко.

*S. repens* Patr. — Луговины, щебнисто-каменист. россыпи, вост., южн., часто.

*S. stenophylla* Ledeb. — Скалы, каменист. россыпи, почти повсеместно.

*Stellaria calycantha* (Ledeb.) Bong. — У ручья, сев., массово.

*S. crassifolia* Ehrh. — Берег озеровидного окончания ручья, сев., массово.

*S. fenzlii* Regel. — Заросли кустарников, сев., редко.

*S. longifolia* Muehl. ex Willd. — Сфагновое болотце в верховье ручья, сев., редко.

*S. media* (L.) Vill. — В одном месте на вост. берегу, под скалами.

*Aconitum delphiniifolium* DC. — Заросли кустарников, сев., редко.

*Anemone richardsonii* Hook. — Берега ручьев, сев., редко.

**A. narcissiflora* L. ssp. *sibirica* (L.) Tamura. — Задерненные склоны, кустарничково-лишайник. тундра, сев., вост., часто.

*Delphinium brachycentrum* Ledeb. — Луговые участки, сев., редко.

*Ranunculus eschscholzii* Schlecht. — Сырая горная тундра, центр., редко.

*R. hyperboreus* Rottb. — Сырая горная тундра, центр., часто.

**R. lapponicus* L. — Сфагновые болотца, сев., центр., редко.

*R. monophyllus* Ovcz. — Берега ручьев, сев., редко.

*R. nivalis* L. — Берега речьев, сев., редко.

*Thalictrum alpinum* L. — Каменистые участки, южн., редко.

*Th. sparsiflorum* Turcz. ex Fisch. et Mey. — Заросли кустарников, сев., часто.

**Trollius membranostylis* Hult. — Сырая горная тундра, центр., редко.

*Corydalis arctica* M. Pop. — Берега речьев, сев., редко.

*Papaver microcarpum* DC. — Щебнисто-глинист. склоны морского берега, зап., южн., массово.

*Cardamine microphylla* Adam. — Берега ручьев, сев., редко.

*C. pratensis* L. — Берега ручьев, сев., редко.

*C. victoris* N. Busch. — У ручейка, южн., очень редко.

*C. umbellata* Greene. — Берега ручьев, сев., часто.

**Cardaminopsis kamtschatica* (Fisch.) O. E. Schulz. — Сухие склоны, почти повсеместно.

*Cochlearia fenestrata* R. Br. — Песчано-галечник. отмель, сев., скалы, вост., часто.

*Draba borealis* DC. — Сухие склоны, центр., часто (опред. В. Н. Ворошилов).

*D. juvenilis* Kom. — Песчано-галечник. отмель, сев., часто (опред. В. Н. Ворошилов).

*D. lactea* Adam. — Заросли кустарников, в понижении, зап., редко.

*D. subamplexicaulis* C. A. Mey. — Песчано-галечник. отмель, сев., часто (опред. В. Н. Ворошилов).

**Parrya nudicaulis* (L.) Boiss. — Горная тундра, центр., часто.

*Rorippa islandica* (Oeder) Borb. — Песчано-галечник. отмель, сев., часто.

**Rhodiola atropurpurea* (Turcz.) Trautv. et Mey. — Скалы, каменист. осыпи, вост., юго-зап., часто.

*Rh. rosea* L. — Берега ручьев, склоны, почти повсеместно.

*Sedum cyaneum* J. Rudolph. — Скалы, почти повсеместно.

*S. purpureum* (L.) Schult. — Скалы, щебнисто-глинист. склоны, почти повсеместно.

*Parnassia palustris* L. — Разнотравно-луговые склоны прибрежной террасы, сев., часто.

*Saxifraga bracteata* D. Don. — Скалы, у ручьев, сев., вост., редко.

*S. cernua* L. — Расщелины скал, каменист. осыпи, вост., редко.

*S. cherlerioides* D. Don. — Скалы, каменист. осыпи, южн., центр., часто.

*S. grandipetala* (Engl. et Irmsch.) Losinsk. — Сырой щебень у ручьев, юго-зап., редко.

*S. foliolosa* R. Br. — Заболоченные участки, центр., юго-зап., редко.

*S. funstonii* (Small) Fedde. — Скалы, каменист. осыпи, сев., южн., редко.

*S. hieracifolia* Waldst. et Kit. — Скалы, каменист. осыпи, зап., вост., часто.

*S. hirculus* L. — Сфагновые болотца, сев., центр., часто.

*S. hyperborea* R. Br. — Сырой щебень у ручьев, сев., редко.

*S. merckii* Fisch. — Склоны морской террасы, сев-зап., редко.

**S. nelsoniana* D. Don. — Берега ручьев, сырые склоны, почти повсеместно.

*S. nivalis* L. — Скалы, каменист. осыпи, зап., вост., редко.

*S. porsildiana* (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky. — Берега ручьев, редко.

**Aruncus dioicus* (Walt.) Fern. var. *camtschaticus* (Maxim.) Hara. — Берега ручьев, сев., редко.

*Comarum palustre* L. — Заболоченные участки у ручьев, сев., массово.

*Dryas punctata* Juz. — Горная тундра, сев., центр., часто.

**Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. E. Schwarz. — Сухие склоны, почти повсеместно.

*Potentilla fragiformis* Willd. — Прибрежные скалы, редко.

*P. nivea* L. — Скалы, каменист. осыпи, центр., южн., редко.

*P. stolonifera* Lehm. ex Ledeb. — Каменист. россыпи, южн., редко.

*Rosa amblyotis* C. A. Mey. — Сухие склоны, южн., редко.

*Rubus arcticus* L. — Луга, заросли кустарников, почти повсеместно.

**R. chamaemorus* L. — Тундровые участки, болота, сев., зап., редко.

*Sanguisorba officinalis* L. — Луговины, южн., зап., редко.

*Sibbaldia procumbens* L. — Склоны у ручья, юго-зап., редко.

*Sieversia pusilla* (Gaertn.) Hult. — Горная тундра, почти повсеместно.

**Sorbus sambucifolia* (Cham. et Schlecht.) M. Roem. — Берега ручьев, склоны впадины, главным образом сев. и центр., одиночные кусты, редко небольшие заросли.

*Spiraea stevenii* (Schneid.) Rydb. — Сухие склоны, почти повсеместно.

**Astragalus alpinus* L. — Склоны морской террасы, щебнисто-глинист. склоны, сев., редко.

**Hedysarum hedysaroides* (L.) Schinz et Thell. ssp. *arcticum* (B. Fedtsch.) P. W. Ball. — Каменист. склоны, почти повсеместно.

**Lathyrus aleuticus* (Greene) Pobed. — Песчано-галечник. отмель, сев., часто.

*Oxytropis ajanensis* (Regel et Tiling) Bunge. — Каменист. россыпи, сев.-зап., два участка.

*O. longipes* Fisch. — Щебнисто-глинист. склоны морского берега, зап., редко.

**O. maydelliana* Trautv. — Луговины, каменист. осыпи, вост., сев.-вост., редко.

*O. tschuktschorum* Jurtz. — Каменист. россыпи, южн., редко.

*O. revoluta* Ledeb. — Каменист. склоны, сев., сев-зап., массово.

**Geranium erianthum* DC. — Песчано-галечник. отмель, у ручьев, сев., часто.

**Empetrum sibiricum* V. Vassil. — Склоны, горная тундра, почти повсеместно.

**Viola avatschensis* W. Beck. et Hult. — Каменист. россыпи, южн., редко.

**V. biflora* L. — Разнотравно-луговые склоны морской террасы, сев., редко.

*V. repens* Turcz. ex Trautv. et Mey. — Берега ручьев, сев., редко.

*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. — Песчано-галечник. отмель, сев., массово.

*Ch. latifolium* (L.) Th. Fries et Lange. — Песчано-галечник. отмель, вдоль ручьев, сев., часто.

*Epilobium bongardii* Hausskn. — Склоны у ручьев, сев., редко.

*E. hornemannii* Reichb. — У ручья, сев., редко.

*E. palustre* L. — Сфагновые болотца, сев., юго-зап., часто.

*Angelica gmelinii* (DC.) M. Pimen. — Луговины, сев., сев.-вост., редко.

*Bupleurum triradiatum* Adam ex Hoffm. — Каменист. россыпи, горная тундра, часто.

*Cnidium ajanense* (Regel et Tiling) Drude. — Каменист. осыпи, склоны у ручьев, почти повсеместно.

*Ligusticum hultenii* Fern. — Песчано-галечник. отмель, щебнисто-глинист. склоны побережья, сев., зап., часто.

**Chamaepericlymenum suecicum* (L.) Aschers. et Graebn. — Задернованные склоны, южн., сев., вост., массово.

*Pyrola incarnata* (DC.) Freyn. — Заросли кустарников, вост., сев., редко.

*P. minor* L. — Склоны у ручьев, заросли кустарников, сев., редко.

*Andromeda polifolia* L. — Сфагновые болотца, часто.

*Arctous alpina* (L.) Niedz. — Горная тундра, повсеместно.

*Bryanthus gmelinii* D. Don. — Щебнистые россыпи, сухие склоны, центр., сев.-зап., два местонахождения.

**Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud. — Кустарничково-лишайник. тундра, сев., редко.

*Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. — Горная тундра, сев., центр., часто.

*Phyllodoce coerulea* (L.) Bab. — Горная тундра, сев., сев.-зап., редко.

**Rhododendron aureum* Georgi. — Склоны, сев., сев.-вост., редко.

**Rh. camtschaticum* Pall. — Горная тундра, центр., массово.

*Vaccinium minus* (Lodd.) Worosch. — Каменист. россыпи, горная тундра, южн., редко.

*V. uliginosum* L. — Горная тундра, кустарничково-лишайник. тундра, сев., центр., часто.

*Diapensia obovata* (Fr. Schmidt) Nakai. — Горная тундра, сев., центр., часто.

**Androsace capitata* Willd. ex Roem. et Schult. — Каменист. россыпи, южн., редко.

*A. filiformis* Retz. — Песчано-галечник, отмель, одно местонахождение.

*A. septentrionalis* L. — Сухие склоны, южн., редко.

**Primula cuneifolia* Ledeb. — Приснежные лужайки, сев., центр., часто.

*Trientalis europaea* L. — Заросли кустарников, сухие склоны, почти повсеместно.

*Armeria arctica* (Cham.) Wallr. — Горная тундра, каменист. россыпи, южн., вост., редко.

*Gentiana auriculata* Pall. — Песчано-галечник. отмель, сев., часто.

*G. glauca* Pall. — Горная тундра, единично, почти повсеместно.

*G. prostrata* Haenke. — Разнотравно-луговые склоны морской террасы, сев., одно местонахождение.

*Polemonium boreale* Adam. — Щебнистые россыпи, южн., редко.

*P. villosum* J. Rudolph ex Georgi. — Луговины, заросли кустарников, сев., часто.

*Eritrichium villosum* (Ledeb.) Bunge. — Горная тундра, редко.

*Hackelia deflexa* (Wahl.) Opiz. — Каменист. россыпи, южн., редко.

**Mertensia kamczatica* (Turcz.) DC. — По ручьям, почти повсеместно.

**M. maritima* (L.) S. F. Gray. — Литораль, главным образом сев., часто.

*Myosotis caespitosa* K. F. Schultz. — Заболоченные участки тундры, центр., редко.

*Castilleja unalaschcensis* (Cham. et Schlecht.) Malte. — Разнотравно-луговые склоны, сев., сев.-вост., часто (опред. В. Н. Ворошилов).

*Euphrasia mollis* (Ledeb.) Wettst. — Разнотравно-луговые склоны морской террасы, сев., массово.

**Lagotis glauca* Gaertn. s. str. — Вдоль ручьев, центр., сев., часто.

*L. glauca* ssp. *minor* (Willd.) Hult. — Сырая горная тундра, почти повсеместно.

*Limosella aquatica* L. — На иле у озеровидного расширения ручья, сев., массово.

*Pedicularis chamissonis* Stev. — Разнотравно-луговые склоны морской террасы, у ручьев, сев., редко.

*P. labradorica* Wirsing. — Сфагновые болотца, почти повсеместно.

*P. lanata* Willd. ex Cham. et Schlecht. (*P. pallasii* Vved.). — Склоны, сев., редко.

**P. oederi* Vahl. — Тундра, у ручьев, сев., центр., часто.

*P. verticillata* L. — Задернованные склоны, сев., сев.-вост., редко.

*Veronica grandiflora* Gaertn. — Щебнисто-глинист. склоны морского берега, зап., лужайки, центр., два местонахождения.

*Boschniakia rossica* (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch. — Заросли ольховника, сев., центр., часто.

*Pinguicula villosa* L. — Сфагновые болотца, центр., зап., редко.

*Galium boreale* L. — Задернованные склоны, заросли кустарников, почти повсеместно.

*G. trifidum* L. — Пушицево-сфагновое болотце, сев., одно местонахождение.

*Linnaea borealis* L. — Заросли кустарников, сев.-вост., часто.

**Valeriana capitata* Pall. — Луговины, центр., редко.

*Campanula lasiocarpa* Cham. — Каменист. россыпи, почти повсеместно.

*C. uniflora* L. — Скалы, каменист. россыпи у останцов, юго-зап., одно местонахождение.

*Antennaria dioica* (L.) Gaertn. — Каменист. россыпи, южн., редко.

*Artemisia arctica* Less. — Травянистые склоны, повсеместно.

*A. furcata* Bieb. — Каменист. россыпи, южн., редко.

*A. glomerata* Ledeb. — Скалы, каменист. осыпи, почти повсеместно.

*A. tilesii* Ledeb. — Вдоль ручьев, сев., редко.

*Aster sibiricus* L. — Песчано-галечник. отмель, сев., щебнисто-глинист. склоны, зап., часто.

*Cacalia hastata* L. — Склоны вдоль ручьев, южн., заросли, редко.

*Cirsium kamtschaticum* Ledeb. ex DC. — Вдоль ручьев, сев., редко.

*Crepis chrysantha* (Ledeb.) Turcz. — Крутые травянистые склоны морского побережья, повсеместно.

*Dendranthema arcticum* (L.) Tzvel. — Песчано-галечник. отмель, каменист. склоны горной тундры, центр., сев., часто.

*Erigeron humilis* Grah. — Разнотравно-луговые склоны морской террасы, сев., редко.

*E. kamtschaticus* DC. — Песчано-галечник. отмель, сев., часто.

*E. komarovii* Botsch. — Разнотравно-луговые склоны морской террасы, сев., массово.

*Ptarmica camtschatica* (Rupr. ex Heimerl) Rupr. ex Kom. — Песчано-галечник. отмель, сев., редко.

*Saussurea nuda* Ledeb. — Луговины, горная тундра, центр., сев.-вост., часто (опред. С. Ю. Липшиц).

*S. oxyodonta* Hult. — Лужайки, горная тундра, почти повсеместно.

*Senecio arcticus* Rupr. — Моховое болотце в верховье ручья, сев., одно местонахождение.

*S. frigidus* (Richards.) Hook. — Сфагновые болотца, центр., сев.-вост., редко.

*S. pseudoarnica* Less. — Литораль, главным образом сев., редко.

*S. tundricola* Tolm. — Луговые участки, щебнистые склоны, сев., сев.-вост., массово.

*Solidago spiraeifolia* Fisch. ex Herd. — Склоны вдоль ручьев, сухие склоны, почти повсеместно.

*Tanacetum boreale* Fisch. ex DC. — Песчано-галечник. отмель, сев., часто.

*Taraxacum alascanum* Rydb. — Песчано-галечник. отмель, сев. (опред. В. Н. Ворошилов).

*T. carneocoloratum* Nels. — Каменист. осыпи, южн., одно местонахождение (опред. В. Н. Ворошилов).

*T. ceratophorum* (Ledeb.) DC. — Травянистые склоны, скалы, вост., часто (опред. В. Н. Ворошилов).

Видовой состав грибов, лишайников и мохообразных выявлен лишь частично. Так, в зарослях березы Миддендорфа довольно часто встречались плодовые тела подберезовиков. Из ржавчинных грибов собраны *Uromyces lapponicus* Lagh. (на *Oxytropis revoluta*), *Gymnoconia nitens* (Schw.) Kern et Turst (на *Rubus arcticus*) и *Melampsora arctica* Rostr. (на *Salix arctica*) (опред. З. М. Азбукина).

Из лишайников на острове в напочвенном покрове и на стволиках кустарников собраны следующие виды: *Thamnolia vermicularis* (Sw.) Schaer, *Peltigera canina* (L.) Willd., *P. malacea* (Ach.) Funck, *Cladonia alpestris* (L.) Rabenh., *C. coccifera* (L.) Willd., *C. rangiferina* (L.) Web., *C. sylvatica* (L.) Hoffm., *C. uncialis* (L.) Hoffm., *Stereocaulon wrightii* Tuck., *Stereocaulon* sp., *Cetraria pinastri* (Scop.) A. Gray (на стволиках ольховника), *C. sepincola* (Ehrh.) Ach. (на стволиках березы Миддендорфа), *Parmelia omphalodes* (L.) Ach., *Ramalina* sp.

Собраны следующие виды мхов: *Sphagnum girgensohnii* Russ., *S. rubellum* Wils., *Polytrichum alpinum* Hedw., *P. juniperinum* Hedw., *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., *Dicranum majus* Turn., *Tetraplodon mnioides* (Hedw.) B. S. G., *Bryum caespiticium* Hedw., *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr., *Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid., *Helodium blandowii* (Web. et Mohr) Warnst., *Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Warnst., *Brachy-*

*thecium reflexum* (Starke) B. S. G., *Tomenhypnum nitens* (Hedw.) Loeske (опред. В. Я. Черданцева). Среди побегов *Equisetum variegatum*, собранных на сфагновом болотце, выявлен *Calliergon giganteum* (Schimp.) Kindb. (опред. С. К. Гамбарян).

Из 52 видов сосудистых растений, указанных для острова А. И. Кривохижиным и В. Н. Сипливинским, нами собрано 38 видов. Из числа отмеченных ими видов мы не нашли *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs, *Salix recurvigemmis* A. Skvorts., *Potentilla hyparctica* Malte, *Artemisia laciniatiformis* Kom., *Taraxacum karaginensis* Kom., произрастание которых на острове вполне вероятно. Два вида мы трактуем иначе: вместо указанных *Rumex arifolium* All. и *Polygonum plumosum* Small приводим соответственно *R. lapponicus* и *P. bistorta* ssp. *ellipticum*. Нами не обнаружены и подлежат, по-видимому, исключению из состава его флоры виды *Claytonia arctica* Adam, *Minuartia arctica* (Stev.) Aschers. et Graebn., *Corydalis pauciflora* (Steph.) Pers., а также указанные в качестве новых для флоры СССР *Castilleja chrymactis* Pennell, *Erigeron grandiflorus* Hook. и *Senecio fuscatus* (Jord. et Fourr.) Hayek s. l. Вместо последних видов мы приводим соответственно *C. unalaschcensis*, *E. komarovii* и *S. tundricola*.

Таким образом, конкретная флора о. Верхотурова с его небольшой площадью и кажущимся однообразием условий содержит 287 видов и 6 разновидностей, что свидетельствует о высокой флористической насыщенности. Не исключена возможность сбора на острове, особенно в его южной части, еще не выявленных видов сосудистых растений.

Несмотря на большое флористическое богатство, на острове нет ни одного эндемичного вида, если не считать *Rhodiola krivochizhinii* Sipl., описанного В. Н. Сипливинским по сборам А. И. Кривохижина и нуждающегося в дополнительном изучении.

На острове выявлены местонахождения эндемов Дальнего Востока — *Cardamine victoris*, *Oxytropis ajanensis*, *Bryanthus gmelinii*. В северо-восточном углу острова, на пологих склонах неглубокого оврага, покрытого разреженной растительностью, встречены мощные раскидистые кусты горькуши, отличающиеся крылатыми стеблями. Монограф рода С. Ю. Липшиц, любезно просмотревший материал, склонен считать эти растения гибридными, возникшими в результате скрещивания *Saussurea oxyodonta* и *S. nuda*, встречающихся на острове. Этот вопрос нуждается в дополнительном изучении. Отсутствие эндемичного элемента свидетельствует о молодом возрасте острова и тесных связях с соседними территориями, особенно с полуостровом Камчатка.

Представляет значительный интерес находка двух видов, указывающих на связь флоры острова с Алеутскими островами и Аляской. Так, на разнотравных лугах в его северо-восточной части в конце июля—начале августа местами создавала аспект *Castilleja unalaschcensis* (рис. 3), обычная на субальпийских лугах Алеутских островов и юго-западного побережья Аляски (Hultén, 1968). Для СССР этот вид не указывался (Ребристая, 1964). На сухих каменистых осыпях в юго-западной части острова собран замечательный розовоцветковый одуванчик *Taraxacum carneocoloratum*, чрезвычайно редко встречающийся в аналогичных условиях в высокогорьях Аляски (Hultén, 1968).

Мы сравнили образец *T. carneocoloratum* с о. Верхотурова с образцом близкого вида *T. soczavae* Tzvel., собранным нами в фазе цветения 30 VI 1975 на базальтовых осыпях в цирке в верховье р. Айнын на Пенжинском хребте в Пенжинском р-не Корякского национального округа Камчатской области. При этом оказалось, что у первого вида хохолок белый, а не буроватый, листочки обертки более длинные и число их в 2 раза больше (до 40), листья и стрелки покрыты довольно длинными волосками (у второго вида опушения почти нет), листья рассечены не до средней жилки.

Совершенно неожиданной оказалась находка на илистом берегу озерка в северо-восточной части острова крошечного ситника *Juncus minutulus*, произрастающего в массе. Он известен из нескольких пунктов на нижнем

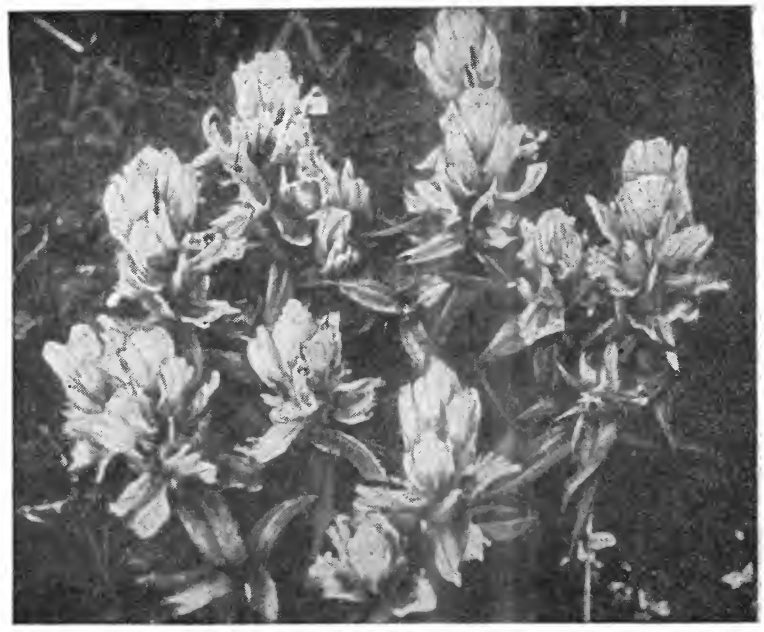


Рис. 3. *Castilleja unalaschcensis* на острове Верхотурова.

Дону, в Западной Сибири и Средней Азии (Прибалхашье) (Кречетович, Гончаров, 1935). Возможно, что этот вид встречается чаще, но из-за крошечных размеров и специфических стаций, занимаемых им, просматривается ботаниками или же занесен на остров птицами.

Во флоре острова имеется 53 семейства сосудистых растений. Наиболее богато представлены злаки (27 видов), что свойственно флорам Арктической области; за ними следуют сложноцветные (25 видов), осоковые (23 вида) занимают третье место, гвоздичных 18 видов; немногим им уступают розоцветные (15 видов); семейства крестоцветных и камнеломковых содержат по 13 видов, а ситниковые, лютиковые и норичниковые имеют по 11 видов, 19 семейств представлены одним видом каждое.

Выявлено 145 родов. По богатству видами первое место занимает род *Carex* (18). Очень хорошо представлен род *Saxifraga*, содержащий 13 видов, относящихся к 4 секциям. На острове имеется, таким образом, около половины видов этого рода, известных для Камчатской обл. Ив 8 видов, ситников — 7, мятликов — 6, а такие роды, как пушица, ожика, звездчатка, мытник и остролодочник, представлены 5 видами каждый. 93 рода имеют по одному виду.

Таким образом, на о. Верхотурова, площадь которого почти в 67 тыс. раз меньше площади Камчатской области, произрастает почти каждый третий вид ее флоры сосудистых растений. Что же касается флоры всего региона советского Дальнего Востока, то на острове представлено 7% ее видового состава.

В спектре жизненных форм растений преобладают гемикриптофиты (201 вид, 71.2%). Довольно богато представлены терофиты (28 видов, 9.9%). Немногим им уступают хамефиты (23 вида, 8.2%). Криптофиты представлены слабо (16 видов, 5.7%), включая и луковичные геофиты (4 вида, 1,4%). Фанерофиты занимают последнее место в спектре жизненных форм растений острова (14 видов, 5.0%).

Обращает на себя внимание тот факт, что на острове довольно часто встречаются белоцветковые растения — альбиносы, особенно у таких видов с антоциановой окраской венчиков, как *Mertensia maritima*, *Allium sibiricum*, *Parrya nudicaulis*, *Polemonium villosum* и др. Но *Claytonia acutifolia* имеет только розовые цветки, хотя на севере области вид представлен лишь белоцветковой формой.

Интересно провести некоторые сопоставления флоры о. Верхотурова с южнее расположенными островами — Карагинским и Командорскими. Несмотря на то что эти острова почти в 3 тыс. раз больше по площади, их флоры сосудистых растений по видовому составу не намного превышают флору о. Верхотурова и составляют соответственно 357 видов (Ворошилов и др., 1971) и 400 видов (Васильев, 1957; Степанова и Белая, 1969). Для о. Беринга кедровый стланик не указывается, на о. Медном он является, по-видимому, редкостью, а на о. Карагинском играет ландшафтообразующую роль. Камнеломок на о. Карагинском отмечено 10 видов, а на Командорах — 9. Не приводились для этих островов *Cardamine victoris* и *Oxytropis ajanensis*. *Bryanthus gmelinii* в последние годы был обнаружен на Командорах.[2] Во флоре Командорских островов известен один вид *Oxytropis*, а на о. Карагинском этот род представлен 5 видами.

Остров Верхотурова представляет также большой интерес в фаунистическом отношении. На нем гнездится огромное количество морских колониальных птиц, образующих птичьи базары, а также имеются большие залежки нерпы и сивуча.

С целью охраны островной экосистемы Камчатский областной исполнительный комитет депутатов трудящихся на основании ходатайства Камчатского отделения Всесоюзного научно-исследовательского института охотничьего хозяйства и звероводства и Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР в 1976 г. объявил о. Верхотурова комплексным заказником.

Выражаем благодарность руководству рыболовецкого колхоза им. А. М. Горького (с. Тиличики Олюторского р-на) за предоставление транспорта, главному геологу Олюторской комплексной геолого-разведочной экспедиции Ю. П. Рожкову — за материалы по геологической характеристике острова, а также З. М. Азбукиной, В. Н. Ворошилову, С. К. Гамбарян, С. Ю. Липшицу и Н. С. Пробатовой — за определение некоторых видов растений.

## ЛИТЕРАТУРА

Васильев В. Н. (1957). Флора и палеогеография Командорских островов.— Ворошилов В. Н., Н. Н. Гурзенков, П. Г. Горовой. (1971). К флоре острова Карагинский (Камчатская область). В кн.: Биологические ресурсы суши Севера Дальнего Востока, I. Владивосток.— Вяткин П. С. (1972). Птицы и звери острова Верхотурова. В сб. научно-технич. информации Всесоюзн. н.-и. инст. охотничьего хозяйства и звероводства, 37—39. Киров.— Кречетович В. И., Н. Ф. Гончаров. (1935). Сем. Ситниковые. Флора СССР, III.— Кривохижин А. И., В. Н. Сипливинский. (1974). О флоре о. Верхотурова (Беринго море). Нов. сист. высш. раст., 1974, 11.— Ребристая О. В. (1964). Род *Castilleja* Mutis в Евразии. Нов. сист. высш. раст., 1.— Степанова К. Д., Г. А. Белая. (1969). К флоре и растительности Командорских островов. В кн.: Вопросы ботаники на Дальнем Востоке, Владивосток.— Юрцев Б. А. (1974). Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии.— Hultén E. (1968). Flora of Alaska and neighboring territories.

Получено 8 VI 1976.

Биолого-почвенный
институт ДВНЦ АН СССР
и
Дальневосточный
государственный университет,
Владивосток.

[2] В 1976 г. авторы статьи собрали *Cardamine victoris* и *Bryathus gmelinii* также на о. Карагинском.

УДК 581.9 : 582 : 998 (479+477.75)

А. И. Шретер, О. А. Овдиенко, Л. Н. Зайко

# РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВИДОВ РОДА *HELICHRYSUM* MILL. (СЕМ. *ASTERACEAE*) НА КАВКАЗЕ И В КРЫМУ

A. I. SCHROETER, O. A. OVDIENKO, L. N. ZAIKO. THE DISTRIBUTION OF SPECIES OF *HELICHRYSUM* MILL. (*ASTERACEAE*) IN THE CAUCASUS AND CRIMEA

Впервые составлены карты распространения 11 видов и 1 подвида *Helichrysum* на Кавказе и в Крыму. Основной центр видового разнообразия рода — Армения, Нахичеванская АССР и прилегающие районы Грузии. Широко и массово распространены только *H. undulatum*, *H. plicatum*, *H. graveolens*, *H. armenium*. Поражает отсутствие эндемичных видов в Диабаре (Зуванте), Абхазии и Дагестане и отсутствие *H. graveolens* в Новороссийском районе при его наличии в Крыму и Закавказье. Наряду с *H. undulatum* ssp. *undulatum* приведен ареал *H. undulatum* ssp. *rubicundum* (C. Koch) Takht. и близкого вида — *H. sosnovskyi* Grossh.

Род бессмертник (цмин) *Helichrysum* Mill. насчитывает около 500 видов, основное многообразие которых сосредоточено в Южной Африке, на о. Мадагаскар, в Австралии, Малой Азии и Иране (Кирпичников, 1959; Wagenitz, 1964). Согласно «Флоре СССР» (Кирпичников, 1959), на территории Советского Союза растет 16 видов этого рода, в том числе 11 — на Кавказе.

На основании наблюдений в природе и изучения имеющихся в нашем распоряжении гербарных материалов мы составили карты ареалов всех видов *Helichrysum*, указанных во «Флоре СССР» для Кавказа и Крыма. Ниже публикуются карты их ареалов, а также ареал *H. sosnowskyi* Grossh. (см. рисунок, *и*), отличающегося от *H. undulatum* Ledeb. не только рядом морфологических признаков, но и приуроченностью к другим местообитаниям. Наряду с типичным *H. undulatum* Ledeb. ssp. *undulatum* показано распространение другого подвида (рисунок, *м*) — *H. undulatum* Ledeb. ssp. *rubicundum* (C. Koch) Takht. (Тахтаджян, Федоров, 1972).

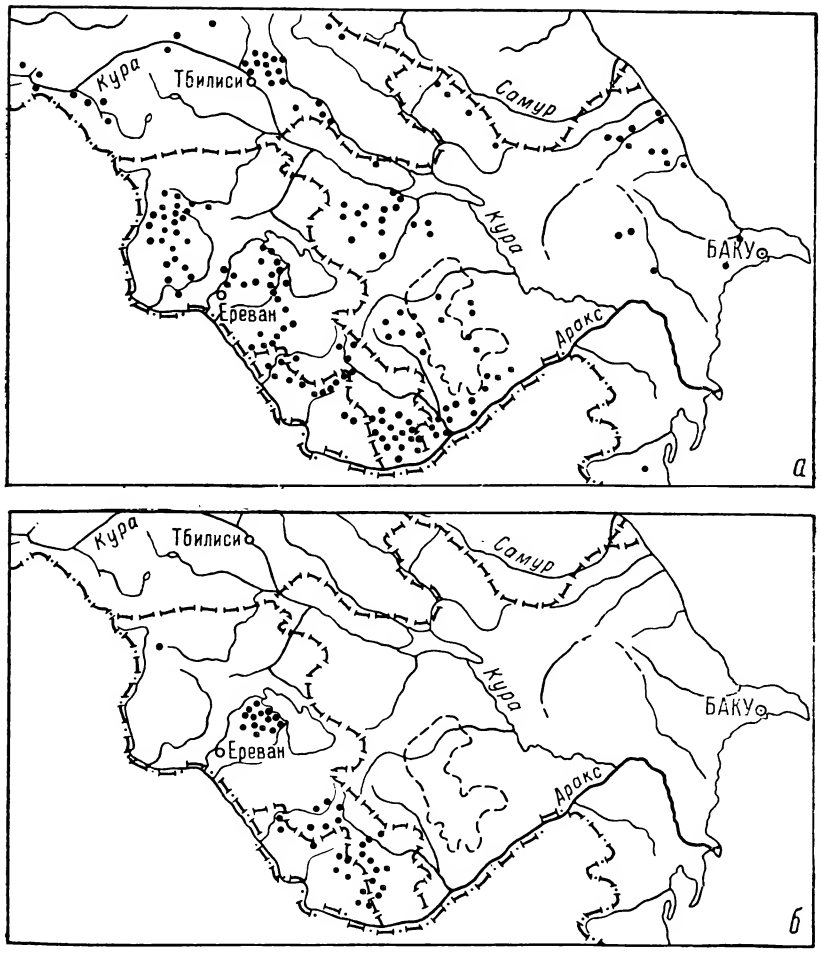
При составлении карт ареалов крымских и кавказских видов рода *Helichrysum* нами использованы гербарные материалы Ботанического института АН СССР (г. Ленинград), Института ботаники АН Грузинской ССР (г. Тбилиси), Института ботаники АН Азербайджанской ССР (г. Баку), Института ботаники АН Армянской ССР (г. Ереван), Московского университета, Главного ботанического сада АН СССР (Москва), Всесоюзного научно-исследовательского института лекарственных растений (Московская область), а также наблюдения и гербарные сборы авторов, сделанные в различных районах Кавказа в 1965—1974 гг.

Карта распространения *H. arenarium* (L.) DC. в СССР, в том числе в Крыму и на Кавказе, не приводится, так как она недавно опубликована (Шретер, Исайкина, 1974). Данные этой карты используются нами ниже при анализе ареалов крымско-кавказских видов *Helichrysum*.

Анализ составленных нами карт ареалов представителей *Helichrysum* позволяет сделать ряд выводов.

На Кавказе встречается 13 видов и подвидов рода *Helichrysum*: *H. arenarium* (L.) Moench, *H. armenium* (Fisch. et Mey.) DC., *H. araxinum* Takht. ex Kirp., *H. aurantiacum* Boiss. et Huet ex Boiss., *H. callichrysum* (Fisch. et Mey.) DC., *H. graveolens* (Bieb.) Sweet, *H. pallasii* (Spreng.) Ledeb., *H. plicatum* (Fisch. et Mey.) DC., *H. polylepis* Bordz. ex Grossh., *H. polyphyllum* Ledeb., *H. sosnovskyi* Grossh., *H. undulatum* Ledeb. ssp. *undulatum* и *H. undulatum* Ledeb. ssp. *rubicundum* (C. Koch) Takht.

Следовательно, Кавказ является в СССР основным центром видового разнообразия рода *Helichrysum*, а во всех районах Средней Азии имеется лишь 5 эндемичных и субэндемичных видов. В других районах СССР вообще нет эндемичных видов этого рода, если не считать слабо выраженных эндемичных форм *H. arenarium* на Украине (Катина, 1952) и в Волгоградской области (Смирнов, 1940).




Местонахождения видов *Helichrysum*.
*а — H. undulatum* ssp. *undulatum*, *б — H. aurantiacum*

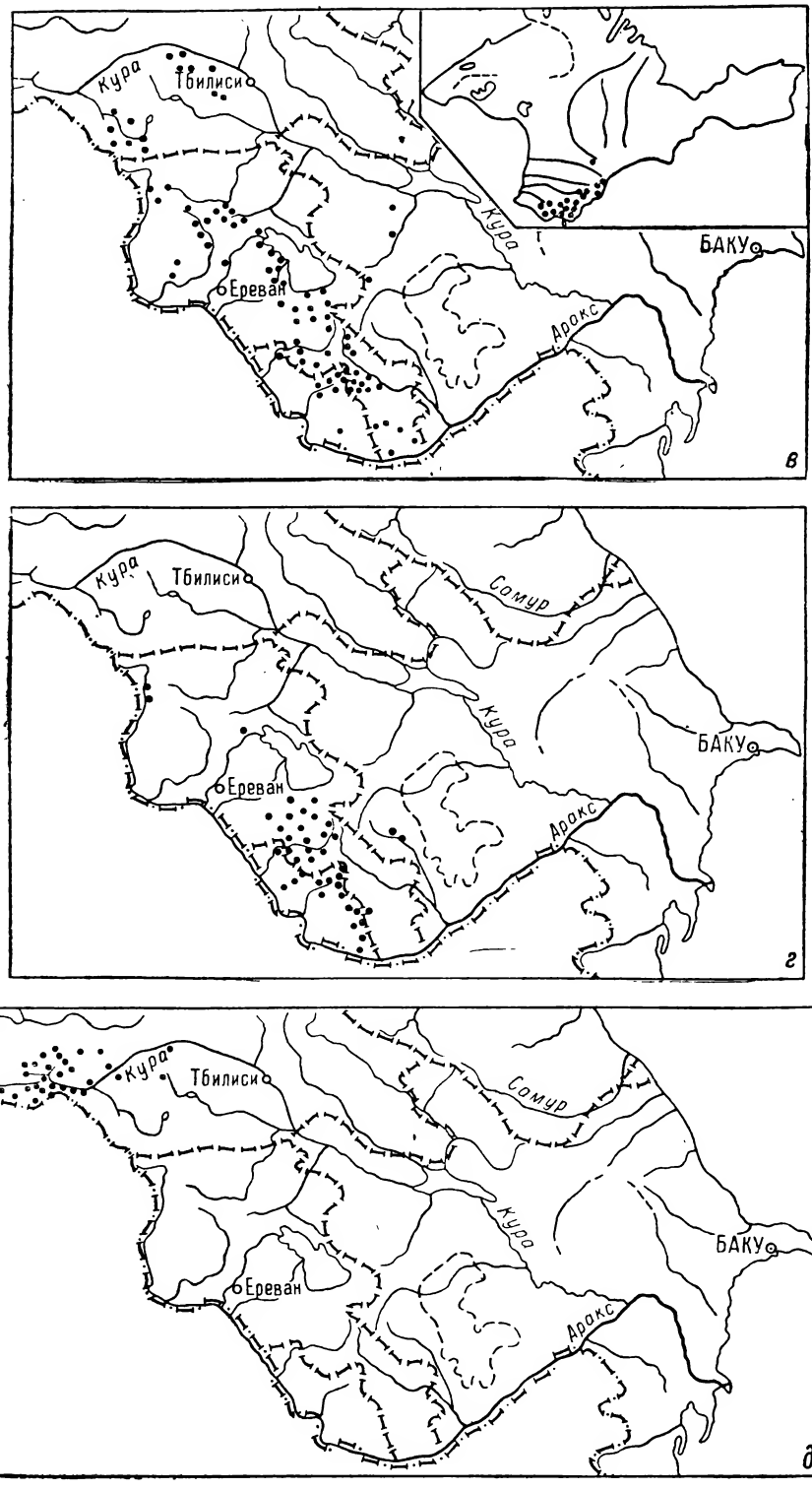
В Крыму растут 2 вида *Helichrysum*: *H. arenarium* и *H. graveolens*, встречающиеся также на Кавказе. При этом *H. graveolens*, кроме Кавказа и Крыма, в СССР более нигде не растет.

Следует отметить отсутствие *H. graveolens* (см. рисунок, *в*) в Черкесском (Новороссийском) флористическом округе (Гроссгейм, 1949), относимом вместе с южным побережьем Крыма к Таврической провинции Средиземноморской области (Гроссгейм, 1939). Это заставляет пересмотреть вопрос об идентичности кавказских и крымских популяций *H. graveolens*.

Анализ ареалов видов и подвидов *Helichrysum* на территории Кавказа свидетельствует о наличии центра формового разнообразия этого рода в Южном Закавказье (Армения, Нахичеванская АССР, прилегающие районы южной Грузии и юго-западного Азербайджана). Южное Закавказье вместе с близкими к нему районами Ирана и Турции является одним из главных центров эндемизма и видового разнообразия рода *Helichrysum* на территории Азии.[1]

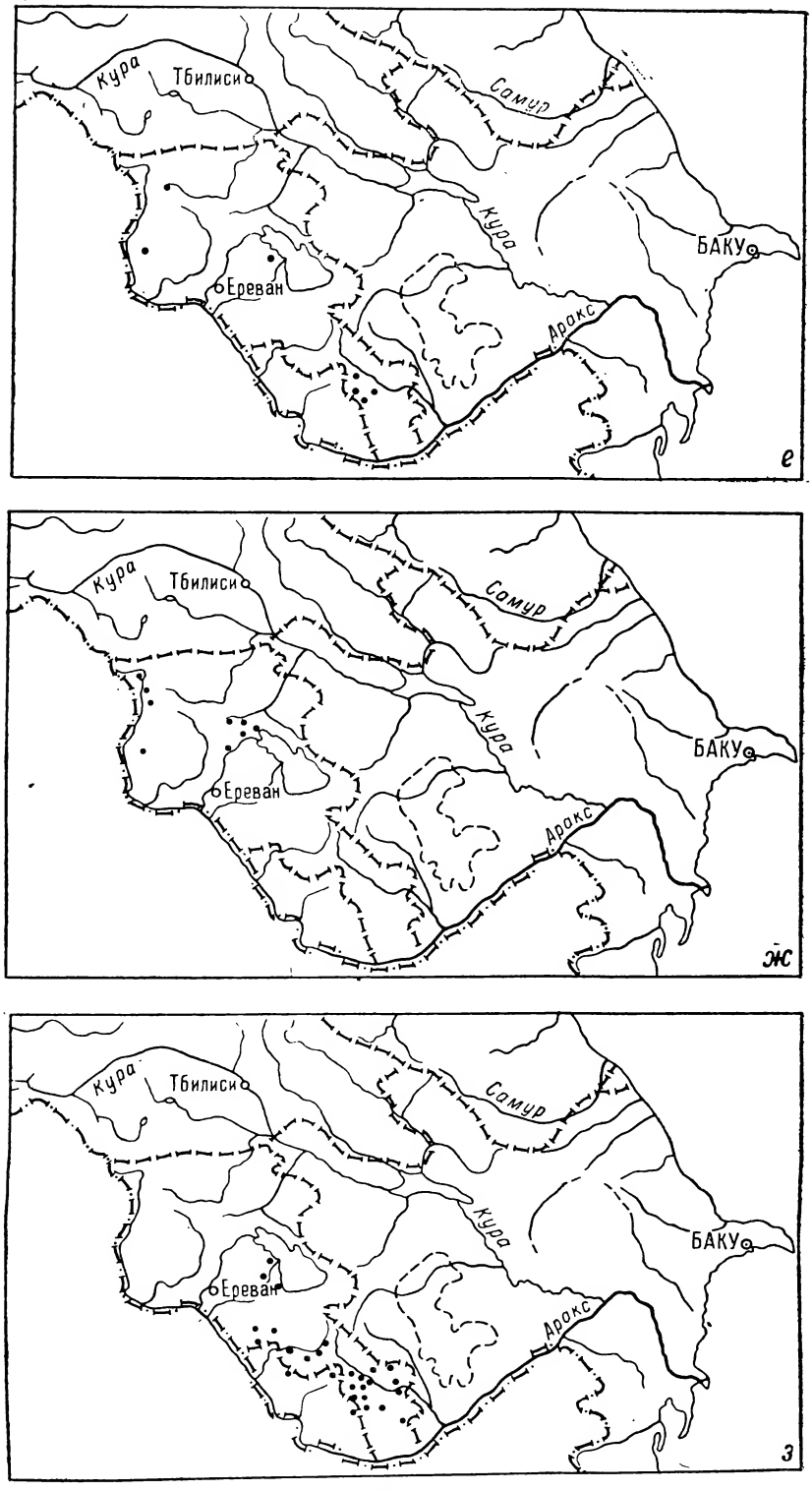
Обращает на себя внимание отсутствие эндемичных видов рода *Helichrysum* в таких «классических» центрах кавказского эндемизма, как Диабарский (Зувант), Абхазский и Дагестанский флористические округа.

[1] По устному сообщению Й. Понерта, закончившего обработку видов рода *Helichrysum* для «Флоры Ирана», издаваемой в Вене под редакцией К. Г. Рехингера (K. H. Rechinger), на территории Ирана встречается около 20 видов этого рода.



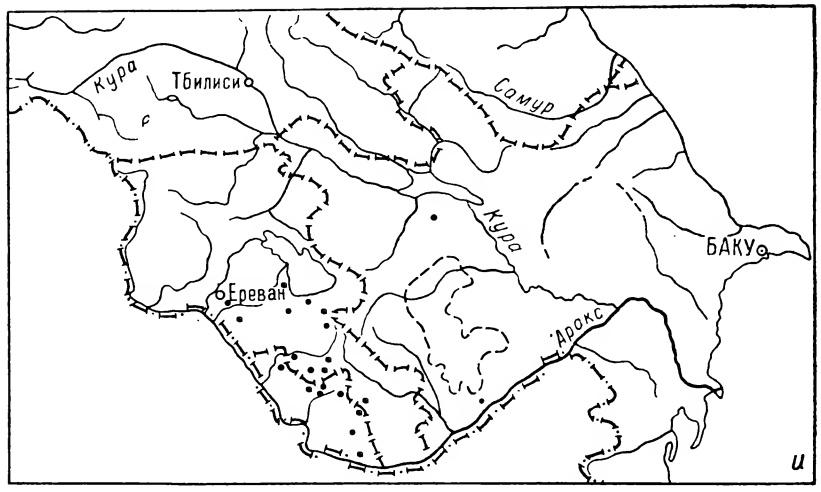

*Продолжение.*

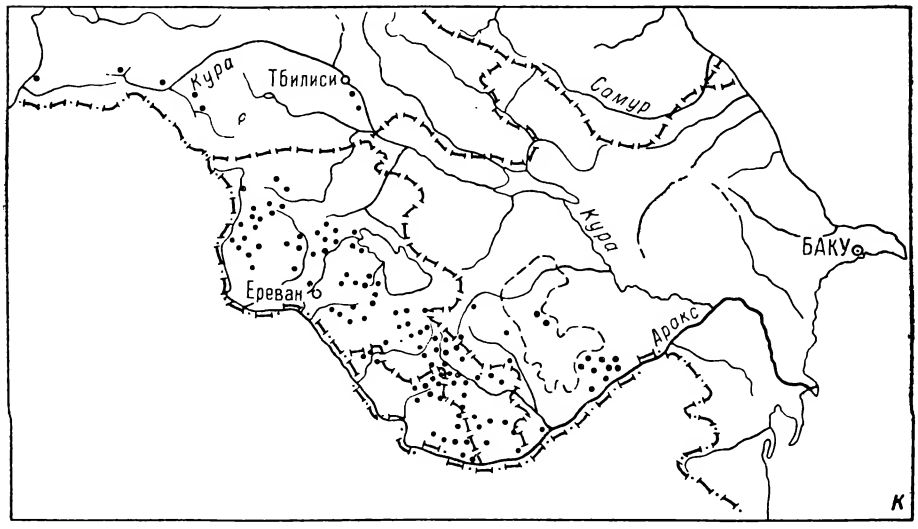
*в — H. graveolens, г — H. araxinum, д — H. polyphyllum*

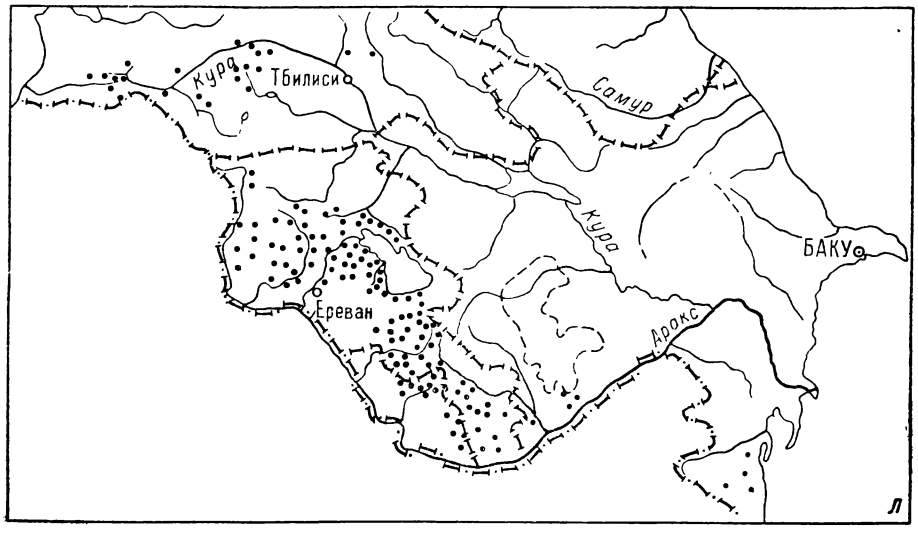



*Продолжение.*

*е — H. callichrysum, ж — H. polylepis, з — H. pallasii*

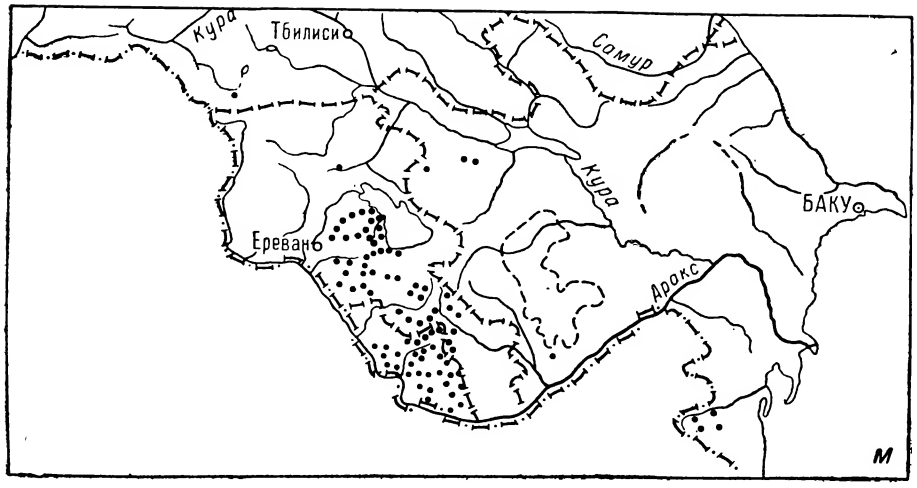



*Продолжение.*

*и — H. sosnovskyi, к — H. armenium, л — H. plicatum*




*Продолжение.*

*м* — *H. undulatum* ssp. *rubicundum*.

*H. arenarium* встречается лишь на Северном Кавказе (включая Дагестан) и совершенно не заходит ни в один из флористических районов Закавказья.

Наиболее распространены на Кавказе как по площади ареалов, так и по обилию *H. undulatum*, *H. plicatum*, *H. graveolens*, *H. armenium*. Остальные виды растут на очень небольшой территории. *H. arenarium* занимает значительную площадь, но встречается на Кавказе лишь в небольшом обилии.

Наблюдения в природе и изучение гербарных материалов заставляют нас усомниться в правомерности отождествления *H. sosnowskyi* Grossh. и *H. undulatum* Ledeb. ssp. *rubicundum* (C. Koch) Takht. с типичной формой *H. undulatum* Ledeb. ssp. *undulatum*, как это сделано во «Флоре СССР» (Кирпичников, 1959). Эти таксоны различаются не только морфологически, но также своей экологией, географическим распространением и химическим составом. Однако обоснование этого вывода составит предмет нашего особого сообщения.

## ЛИТЕРАТУРА

Гроссгейм А. А. (1949). Определитель растений Кавказа.— Гроссгейм А. А. (1939). Флора Кавказа, 1.— Катина З. Ф. (1952). Новый вид цмину з крайнього півдня Української РСР. Укр. бот. ж., 9, 3.— Кирпичников М. Э. (1959). Род Цмин, бессмертник — *Helichrysum*. Флора СССР, XXV.— Смирнов П. А. (1940). Описание новых растений. III. Бюлл. МОИП, отд. биол., 49, 3.— Тахтаджян А. Л., Ан. А. Федоров. (1972). Флора Еревана.— Шретер А. И., А. П. Исайкина. (1974). Географическое распространение и природные запасы бессмертника песчаного на Украине. Растит. ресурсы, 10, 1.— Wagenitz G. (1964). Reihe *Campanulales* (*Campanulatae*, *Asterales*, *Synandrae*). In: A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien, 12. Aufl., 2. Berlin.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт лекарственных растений,
Московская область.

Получено 12 XI 1975.

УДК 581.9 (474.5)

А. А. Лякавичюс, В. Ф. Буткус, Ю. А. Ясконис

# НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ ЛИТВЫ

A. LEKAVICHIUS, V. BUTKUS, J. JASKONIS. SOME NEW AND VERY RARE PLANT SPECIES FOUND IN LITHUANIA

Во время летних экспедиций 1975 г. в южной и в западной частях Литвы были обнаружены некоторые виды высших растений, ранее не отмеченные или считавшиеся исчезнувшими. Почти все они были найдены в заказниках различного типа при детальном изучении их растительности. Ниже приводится список этих видов.

1. ***Tofieldia calyculata*** **(L.) Wahlenb.** — Температный европейский вид, лишь спорадически встречающийся за пределами гор и предгорий Западной Европы. Редкость этого вида в настоящее время можно объяснить его приуроченностью к особо специфическим экотопам, площади которых быстро сокращаются вследствие деятельности человека.

В Литве тофильдия чашечковидная была известна только по литературным данным, касающимся в основном лишь сопредельных с Литвой территорий (Jundziłł, 1830; Hryniewiecki, 1933).

Летом 1975 г. тофильдия чашечковидная была найдена в количестве нескольких экземпляров в южной части Литвы, в районе Лаздияй, на влажном лугу в пределах ландшафтного заказника «Бальсио» (Ю. Ясконис, 25 VI 1975).

2. ***Gymnadenia odoratissima*** **(L.) C. Rich.** — Вид с таким же распространением и с такими же экологическими требованиями, как и предыдущий. Встречается он изредка в сопредельных с Литвой областях и странах (в Эстонии, Белоруссии, Калининградской области, в Польше), но до последних лет на территории нашей республики никем не был с достоверностью обнаружен.

В 1975 г. кукушник душистый найден впервые в Лаздияйском р-не, на заболоченном лугу, на территории ландшафтного заказника «Бальсио», где росло несколько экземпляров, неподалеку от местонахождения тофильдии чашечковидной (Ю. Ясконис, 25 VI 1975).

3. ***Erica tetralix*** **L.** — Сумберидионально-бореальный европейский, облигатно океанический вид, до последнего времени известный в Советском Союзе лишь из одного места в Латвийской ССР. Растет эрика крестолистная также на побережье Балтийского моря в Польше. Литва, таким образом, входит в пределы естественного ее ареала, но никаких точных данных о ее произрастании в Литовской ССР не было (Snarskis, 1954, 1968). Впервые она найдена на территории Литвы в 1975 г. на Куршской косе, в окрестностях пос. Пярвалка, в изреженном березовом лесу, у подножья серых дюн (В. Буткус, 12 IX 1975).

4. ***Arctium nemorosum*** **Lej.** — Субмеридионально-температный океанический вид, распространенный в Европе, очень требовательный к плодородию почв. Ранее был указан Абромейтом (Abromeit, 1898) для окрестностей г. Клайпеды. В последнее время там более не обнаружен (Snarskis, 1954, 1968). Нами найден в окрестностях г. Каунас, на территории ботанико-зоологического заказника «Камша». Несколько экземпляров лопуха дубравного росли среди подроста лиственного леса на трассе высоковольтной электролинии, вблизи жилого комплекса Литовской сельскохозяйственной академии (А. Лякавичюс, 4 VIII 1975).

5. ***Lactuca serriola*** **Torner.** — Меридионально-температный субконтинентальный вид, распространенный в Европе и в западной Азии. Латук, возможно одичавший, был найден в прошлом столетии в Литве, в г. Вильнюс (Mowszowicz, 1958); после этого более не обнаружен (Snarskis, 1954). Нами вновь найден в 1975 г. на территории заказника «Камша», находящегося отчасти в черте г. Каунаса. Два экземпляра этого вида росли

у тропинки близ забора теннисной площадки спортивного комплекса Литовской сельскохозяйственной академии (А. Лякавичюс, 5 VIII 1975).

6. ***Lactuca tatarica*** **(L.) C. A. Mey.** — Циркумполярный континентальный вид, факультативный галофит, занесенный в Западную Европу в начале XX в. и произрастающий там в основном по морским берегам, на приморских дюнах, реже по рудеральным местам внутри континента (Rothmaler, 1972). В Литве латук татарский обнаружен впервые в 1975 г. на южной окраине Клайпеды. Он произрастает здесь, по-видимому, уже несколько лет, так как занимает довольно обширную площадь на песках вблизи причала Судоремонтного завода западного судоходства (А. Лякавичюс, 25 VII 1975).

ЛИТЕРАТУРА

Флора СССР (1935, 1952, 1964). Тт. IV, XVIII, XXIV.— Abromeit J. (1898). Flora von Ost- und Westpreussen. Berlin.— Hryniewiecki B. (1933). Tentamen Florae Lithuaniae. Warszawa.— Jundziłł J. (1830). Opisanie roślin w Litwe, na Wołyniu, Podolu i Ukrainie dziko rosnących, iako i oswoionych. Wilno.— Lietuvos TSR Flora (1963). T. 2. Vilnius.— Mowszowicz J. (1958). Conspectus florae vilnensis, cząsc II. Lodz.— Rothmaler W. (1972). Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und der BDR. Gefässpflanzen. Berlin.— Snarskis P. (1954). Vadovas Lietuvos TSR augalams pažinti. Vilnius.— Snarskis P. (1968). Vadovas Lietuvos augalams pažinti. Vilnius.

Институт ботаники
АН Литовской ССР,
Вильнюс.

Получено 11 X 1976.

---

*УДК 537.533.35 : 582.26(262.54)*

**И. В. Макарова**

# НОВЫЕ ДАННЫЕ О РОДЕ *THALASSIOSIRA* CL. *(BACILLARIOPHYTA)* ИЗ АЗОВСКОГО МОРЯ

I. V. MAKAROVA. NEW DATA OF THE GENUS *THALASSIOSIRA* CL. (*BACILLARIOPHYTA*) FROM THE AZOVIAN (MAEOTICO) SEA

При изучении проб фитопланктона из Азовского моря, хранящихся в лаборатории альгологии Ботанического института АН СССР (коллекция А. И. Прошкиной-Лавренко), был обнаружен богатый комплекс видов рода *Thalassiosira* Cl. 5 видов было изучено в трансмиссионном и сканирующем электронных микроскопах (ТЭМ и СЭМ), среди которых один оказался новым для науки.

## Thalassiosira parvula Makar. sp. nov.

Frustula humilia tympaniformia. Chloroplasti parvi, laminares. Valvae planae, 7—10.5 mkm in diam. Structura areolata; areolis radialiter seriatis 24—26 pro 10 mkm, margine tangentaliter radiatis 28 pro 10 (tab. I, *1—3*). Velum cribrosum, foraminibus 20 pro 1 mkm (tab. I, *4*, *5*). Fultoportula unica centro valvae disposita (tab. I, *3*, *4*). Limbus valvae humilis ex areolis parvis radialiter disposotis 40 pro 10 mkm, ad limitem fultoportulis parvis anulatim regulariter dispositis 8 pro 10 mkm praeditus (tab. I, *5*). Pars exterior processuum longior, tubuliformis, cavus, ad 0.4 mkm longus. Rimoportula unica, in anulo eodem ac fultoportulae marginales sita (tab. I, *5*).

Typus. URSS: Mare Azovianum, X 1958, raro; in Inst. Bot. Acad. sci. URSS (Leningrad) conservatur.

Affinitas. Species *Th. parvae* Pr.-Lavr. similis, sed valvis minoribus et elementis structurae pro 10 mkm numerosioribus differt.

Панцирь в виде низкого барабана. Хлоропласты мелкие, пластинчатые. Створки плоские, 7—10.5 мкм в диам. Структура створок из сомкнутой сети ареол. Ареолы от округло-угольной до слегка вытянутой формы, рас-

положены в радиальных рядах по 24—26 ареол в 10 мкм в центре створки, а у края — в более или менее выраженных тангенциальных рядах по 28 ареол в 10 мкм (табл. I, *1—3*, см. вклейку). Велум ситовидный, 20 отверстий в 1 мкм, занимает центральную часть ареолы (табл. I, *4*, *5*). В центре створки один подпертый вырост, плотно или рыхло окруженный крупными и мелкими ареолами (табл. I, *3*, *4*). Загиб створки низкий, из мелких радиально расположенных ареол по 40 в 10 мкм. На границе с загибом створки кольцо из мелких, равномерно расположенных подпертых выростов, по 8 в 10 мкм, с внутренней поверхности створки окруженных четырьмя камерами (табл. 1, *5*). Наружная часть выростов более длинная, в виде полой трубки до 0.4 мкм длины. Щелевидный вырост один, расположен в одном кольце с краевыми подпертыми выростами (табл. I, *5*).

Тип. Азовское море, X 1958, Азово-черноморский институт рыбного хозяйства и океанографии, редко; хранится в Ботаническом институте АН СССР в Ленинграде.

Родство. Обнаруживает сходство с *Th. parva* Pr.-Lavr., но отличается меньшими размерами створок и большим числом структурных элементов в 10 мкм.

Примечание. Этот вид, вероятно, просматривался в СМ ввиду своих малых размеров. Описание дано по наблюдениям в ТЭМ.

### ***Thalassiosira incerta*** **Makar.**

(табл. II, *1—9*; табл. III, *1—9*, см. вклейки).

Описание этого вида сделано по материалам из Каспийского моря, изученным в световом микроскопе (Макарова, 1961 : 50, табл. I, *9—16*). Существенное дополнение данных о структуре панциря этого вида получено на основании исследования волжских образцов в ТЭМ (Макарова и др., 1976 : 29, табл. I, *1—5*). Настоящее исследование этого вида как в ТЭМ, так и в СЭМ дало еще более новые сведения о тонкой структуре панциря и позволило расширить и дополнить диагноз этого вида.

Данные СЭМ. Створки с низким загибом (табл. II, *8*; табл. III, *1—4*). Локулярные ареолы с наружной стороны имеют круглое или неправильно-округлое отверстие, часто с пальцеобразными выростами (табл. III, *7*, *8*). В центре створки вокруг малой ареолы группируются 4—6 подпертых выростов (табл. III, *7—9*), реже их три (табл. II, *5*). С наружной стороны центральные подпертые выросты имеют вид отверстий и расположены в ложбине, окружающей малую центральную ареолу (табл. III, *7*, *8*), с внутренней стороны представляют собой короткие трубочки (табл. III, *5*, *6*, *9*). Краевые подпертые выросты очень маленькие, они образуют кольцо на загибе створки. Снаружи они имеют вид коротких трубочек (табл. II, *8*; табл. III, *3—5*), их длина немного больше, чем внутренняя часть (табл. III, *5*, *4*). На границе с загибом створки находятся шипы, расположенные неравномерно; они образуют густое кольцо, по 5—8 шипов в 10 мкм (табл. III, *1—3*), или редкое — по 2—3 шипа в 10 мкм (табл. II, *7*; табл. III, *4*). В кольце шипов расположен один щелевидный вырост; снаружи он имеет вид относительно широкой и длинной трубки, около 2 мкм дл. (табл. II, *7*, *8*; табл. III, *5*, *6*), а изнутри — короткой и сильно сплющенной трубки с длинной щелью (табл. II, *9*; табл. III, *6*).

Вид распространен в Каспийском, Аральском и Азовском морях, в водохранилищах Волги, в ее нижнем течении, в р. Каме, а также в озере Эри (письменное сообщение Г. Хасле).

### ***Thalassiosira coronifera*** **(Pr.-Lavr.) Pr.-Lavr.**

(табл. IV, *1—3*, см. вклейку).

Прошкина-Лавренко (1960 : 48) Syn. *Th. coronata* Pr.-Lavr., Прошкина-Лавренко (1955 : 45, табл. I, *6—10*).

Данные СЭМ. Створки слегка вогнутые с довольно высоким загибом (табл. IV, *1*). Локулярные ареолы снаружи с отверстиями неодина-

ковой величины (табл. IV, *2*). В центре створки один подпертый вырост, снаружи имеющий вид отверстия (табл. IV, *2*), изнутри он представляет небольшую трубку. Краевые подпертые выросты в виде длинных конических трубочек, скошенных вверху (табл. IV, *1*, *3*), расположены очень равномерно, по 4—5 в 10 мкм, и образуют кольцо в верхней части загиба створки. Среди них находится один щелевидный вырост, около 2 мкм длины (табл. IV, *3*). Загиб створки с отчетливыми косоперекрещивающимися рядами ареол, по 16—17 в 10 мкм (табл. IV, *1*).

Вид обитает в Черном, Азовском и Каспийском морях.

Помимо вышеописанных, были найдены два широко распространенных вида — *Thalassiosira excentrica* (Ehr.) Cl. (табл. II, *10*) и *Th. baltica* (Grun.) Ostf. (табл. IV, *4—8*), описание которых по данным электронной микроскопии было опубликовано ранее (Макарова, 1977).

## ЛИТЕРАТУРА

Макарова И. В. (1961). Новые виды диатомовых водорослей сем. *Coscinodiscaceae* из Северного Каспия. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 14.— Макарова И. В. (1977). Новые материалы к познанию рода *Thalassiosira* Cl. из Черного моря. Бот. ж., 62, 4.— Макарова И. В., Г. В. Кузьмин, Л. П. Рябкова. (1976). Новые данные о тонкой структуре панциря *Thalassiosira incerta* Makar. и *Stephanodiscus tenuis* Hust. (*Bacillariophyta*). Нов. сист. низш. раст., 13.— Прошкина-Лавренко А. И. (1955). Реликтовые диатомовые в планктоне Черного моря. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 10.— Прошкина-Лавренко А. И. (1960). К изменению названия *Thalassiosira coronata* Pr.-Lavr. на *Thalassiosira coronifera* (Pr.-Lavr.) Pr.-Lavr. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 13.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 2 XI 1976.

---

*УДК 537.533.35 : 581.4 : 582.26*

**С. И. Генкал**

# О ТОНКОЙ СТРУКТУРЕ СТВОРКИ ДИАТОМЕИ *CYCLOTELLA PSEUDOSTELLIGERA* HUST. *(BACILLARIOPHYTA)*

S. I. GENKAL. ON FINE STRUCTURE OF VALVES OF THE DIATOM *CYCLOTELLA PSEUDOSTELLIGERA* HUST. *(BACILLARIOPHYTA)*

Приводятся данные по электронномикроскопическому изучению новой для флоры СССР циклической диатомеи *Cyclotella pseudostelligera* Hust.

Впервые *C. pseudostelligera* была описана Хустедтом (Hustedt, 1939) по сборам из Северного моря. Позднее этот вид был обнаружен в пресных водах (реках и озерах) Западной Европы и Америки. Нами *C. pseudostelligera* была найдена в 1972 г. в планктоне Иваньковского водохранилища ниже г. Калинина.

Препараты для электронной микроскопии готовились следующим образом. Несколько миллилитров качественной пробы отмывались от фиксатора дистиллированной водой. Органическая часть клеток сжигалась в 1%-й хромовой смеси в течение 3—5 мин. Створки отмывались 5—6-кратным центрифугированием со сменой дистиллированной воды. Суспензия створок наносилась на опорные электронномикроскопические сетки с коллодиевой подложкой, укрепленной углем в напылительной установке. Полученные препараты исследовали в трансмиссионном электронном микроскопе (ТЭМ) фирмы Тесла БС-613 при ускоряющем напряжении 80 кв.

*Cyclotella pseudostelligera* Hustedt, 1939 : 584, fig. 1, 2.

Клетки круглые, 7—8 мкм в диаметре, почти плоские. Прикраевая зона составляет $^1/_2$ радиуса створки. Центральное поле с кольцом крошечных точек или коротких ребер и отдельной изолированной точкой в центре. Краевая зона с нежными радиальными штрихами (18 в 10 мкм). По краю клетки заметны редкие выросты.

Данные ТЭМ. По нашим наблюдениям створки 7.1—9.4 мкм в диаметре. Структура створок в краевой зоне состоит из альвеолярных штрихов (16—18 в 10 мкм), которые разделены ребрами (16—18 в 10 мкм). Часть ребер близ края створки или у загиба дихотомически разветвляется (табл. I, *1—4*, *6*, см. вклейку). Подобная структура переходит и на загиб створки (табл. I, *1—6*). В центре створки розетка из очень мелких ареол, количество и расположение которых очень варьируют (табл. I, *1—6*). Между основной структурой створки и центральной розеткой гиалиновое кольцо 0.8—1.5 мкм шир. На границе с загибом створки находится кольцо из редко расположенных трубковидных выростов с опорой, их от 6 до 8 на створке (табл. I, *1—6*; табл. II, *2*). На загибе створки имеется двугубый вырост (табл. II, *3*).

Местообитание: в озерах, реках, водохранилищах и морях.

Местонахождение: в планктоне Иваньковского водохранилища, осенью.

Общее распространение: Америка (Weber, 1966; Weber, Mooré, 1967), Англия (Belcher et al., 1966), Западная Европа (Hustedt, 1939).

Вид для СССР приводится впервые.

Примечание. Электронные микрофотографии этого вида впервые были приведены Хельмке и Кригером (Helmcke, Krieger, 1963, fig. 312 и 313). По их данным, диаметр створок около 9 мкм, центральное поле в диаметре 5 мкм, с хорошо выраженной структурой. Число краевых выростов на створке достигает 7—9.

*C. pseudostelligera* Hust. по рисунку створки похожа на *C. stelligera* Cl. et Grun. (табл. II, *4*, *5*), но отличается от нее меньшим размером гиалинового кольца и бóльшим количеством альвеолярных штрихов в 10 мкм.

Изучение видов *Cyclotella* в ТЭМ не дает полного представления о всех деталях структуры, на что уже указывалось в литературе (Round, 1970; Hasle, 1972). Дальнейшее исследование *C. pseudostelligera* в сканирующем электронном микроскопе даст возможность полнее выяснить структуру створки и ее выростов.

## ЛИТЕРАТУРА

Anonymous. (1975). Proposals for a Standardization of Diatom Terminology and Diagnoses. Beihefte z. Nova Hedwigia, 53.— Belcher J. H., E. M. F. Swale, J. Heron. (1966). Ecological and morphological observation on a population of *Cyclotella pseudostelligera* Hust. J. Ecol., 54, 2.— Hasle G. R. (1972). Two types of valve processes in centric diatom. Beihefte z. Nova Hedwigia, 39.— Helmcke J. G., W. Krieger. (1963). Diatomeenschalen im elektronmikroskopischen Bild, 4.— Hustedt F. (1939). Diatomeenflora des Küstengebietes der Nordsee. Abhandl. naturwiss. Verein. Bremen, 31.— Round F. E. (1970). The delineation of the genera *Cyclotella* and *Stephanodiscus* by light microscopy transmission and reflecting electron microscopy. Beihefte z. Nova Hedwigia, 31.— Weber C. I. (1966). A Guide to the Common Diatoms at Water Pollution Surveillance System Stations. Cincinnati, Ohio.— Weber C. I., D. R. Mooré. (1967). Phytoplankton, Seston and disolved organic carbon in the Little Miami River at Cincinnati, Ohio. Limnol. Oceanogr., 12, 2.

Институт биологии
внутренних вод АН СССР,
пос. Борок.

Получено 30 I 1976.

УДК 581.9 : 582.26 (470.56)

В. Н. Батурина

# МАТЕРИАЛЫ К ФЛОРЕ ВОДОРОСЛЕЙ ОРЕНБУРГСКОЙ ОБЛАСТИ

V. N. BATURINA. MATERIALS THE ALGAL FLORA OF THE ORENBURG REGION

Изложены результаты исследования флоры водорослей 28 районов Оренбургской области. Обнаружено 302 видовых и внутривидовых таксона, из них 4 новых и 33 редких для СССР.

Оренбургская область расположена в бассейне среднего течения реки Урал, на рубеже двух частей света — Европы и Азии.

Флора водорослей Оренбургской области изучалась немногими исследователями. Первые сведения мы находим в работах Эренберга (Ehrenberg, 1830) и Ю. К. Шелля (1883), которые приводят немногочисленные списки обнаруженных ими водорослей. В 1913—1919 гг. А. А. Бенингом (1926, 1938) и С. Д. Муравейским (1923) с зоопланктоном были собраны нитчатые водоросли и сетяной фитопланктон в р. Урал у Оренбурга. В статьях этих авторов дан перечень небольшого числа форм водорослей. Позднее И. А. Киселев (1954) по однократным сборам описал водоросли реки Урал, некоторых ее пойменных озер и двух небольших водохранилищ к западу от г. Оренбурга. Это одна из первых, наиболее обстоятельных работ по альгофлоре водоемов Оренбургской обл. Изучением флоры водорослей соленых Соль-Илецких озер занималась Л. С. Блюмина (1957). К настоящему времени наиболее изученной является только альгофлора реки Урал (Блюмина, 1971; Порядина, 1973) и Ириклинского водохранилища (Батурина, 1965, 1970, 1971, 1975).

Таким образом, Оренбургская область в отношении изученности флоры водорослей является одним из «белых пятен» на карте СССР (Голлербах, 1965). В связи с этим с 1971 г. и по настоящее время нами проводится изучение флоры водорослей различных водоемов всей области.

Материалом для данной статьи явились результаты первых лет исследования (1971—1973), а также наблюдения в течение года (ноябрь 1974—октябрь 1975, март 1976) за сезонной динамикой фитопланктона двух озер у с. Донское Беляевского р-на. Из 34 районов области было обследовано 28. За указанный период собрано и обработано 300 проб, из них 40 — счетным методом.

Систематический состав альгофлоры довольно разнообразен и насчитывает 302 видовых и внутривидовых таксона (без диатомовых водорослей), из них четыре оказались новыми и 33 редкими для СССР.[1]

Редкий для СССР вид *Goniochloris fallax* Fott и новый *Oocystis eremosphaeria* Smith были встречены мною в Ириклинском водохранилище в 1964—1965 гг. и в 1971—1973 в реке Урал у с. Уральское и у г. Новотроицка (12 и 100 км ниже плотины Ириклинской ГЭС), в водоемах у с. Тюльган (Тюльганский р-н), а также в фитопланктоне двух озер у с. Донское (Беляевский р-н).

В Ириклинском водохранилище и повторно в реке Урал у с. Уральское (Гайский р-н) был найден *Scenedesmus ellipsoideus* var. *bicaudatus* Hort. et. Nemeth. В реке Урал у с. Алабайтал (Беляевский р-н) отмечен *Scenedesmus dispar* var. *costatus* f. *crassispinosus* Hort. В большом количестве развивался в реке Урал у с. Уральское *Scenedesmus acuminatus* f. *costatus* Hort. В массе найдена у с. Гаршино Курманаевского р-на *Spirogyra frankliniana* Tiffany (определение Л. А. Рундиной).

За весь период исследования максимальным количеством видов были представлены *Chlorophyta*, а среди них — хлорококковые водоросли. Последняя группа состоит из 36 родов, 114 видов и разновидностей. Наиболь-

[1] Флора диатомовых водорослей будет описана в другой статье.

шее число видов относится к родам *Scenedesmus* (32), *Oocystis* (14), *Ankistrodesmus* (8). В водоемах большинства районов встречаются следующие виды: *Scenedesmus bijugatus* (Turp.) Kütz., *S. acuminatus* (Lagerh.) Chod. var. *acuminatus* и var. *biseriatus* Reinh., *S. quadricauda* (Turp.) Breb., *Coelastrum microporum* Näg., *Oocystis lacustris* Chod., *Ankistrodesmus angustus* Bern. Некоторые формы хлорококковых найдены в одном-двух водоемах. Это — *Lagerheimia wratislaviensis* Schroed. (Кувандыкский р-н), *L. genevensis* var. *subglobosa* (Lemm.) Chod. (Беляевский р-н). Вновь описанные виды и разновидности *Scenedesmus cuneatus* Skab., *S. quadricauda* var. *eualternans* Skab. (Саракташский р-н), var. *ternatus* Skab. (Новосергеевский р-н), var. *armatus* Skab. (Гайский р-н) и редкие для СССР *Francea tenuispina* Korsch. (Соль-Илецкий р-н), *Treubaria euryacantha* (Schmidle) Korsch., *T. triappendiculata* Bern., *Westella botryoides* (West W.) Wild. (Беляевский р-н) также найдены в небольшом количестве в отдельных водоемах.

Среди зеленых водорослей по видовому разнообразию за хлорококковыми следуют десмидиевые. Здесь наибольшее число видов содержат роды *Closterium* (19) и *Cosmarium* (7), остальные — по 1—3 вида. Во многих водоемах почти всех районов области встречаются *Closterium acerosum* (Schrank) Ehr., *C. moniliferum* (Bory) Ehr., *C. parvulum* Näg., *C. peracerosum* Gay. В то же время редкий *C. parvulum* var. *majus* W. West отмечен в массе только в одном озере Красногвардейского р-на, а *Euastrum germanicum* (Schmidle) Krieg. — в фитопланктоне двух озер у с. Донское. Впервые в водоемах Оренбургской обл. найдены *Micrasterias rotata* (Grev.) Ralfs (Красногвардейский р-н) и *M. radiata* Hass. (Беляевский р-н).

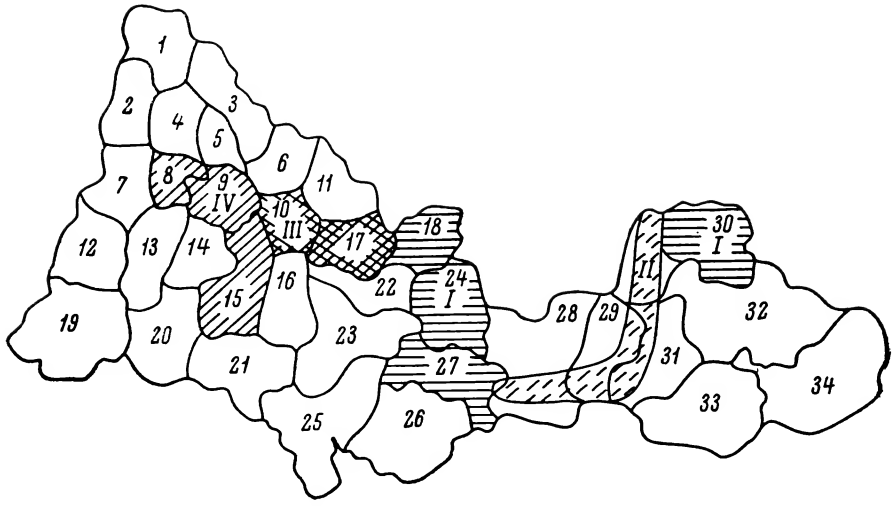
Из вольвоксовых, представленных 8 родами с 12 видами, почти во всех обследованных озерах широко распространена *Pandorina morum* (Müll.) Bory, *P. charkoviensis* Korsch., *Volvox globator* (L.) Ehr., *V. aureus* Ehr. Редкая для СССР *Carteria peterhofiensis* Kiss. в большом количестве обнаружена в озере городского парка г. Новотроицка.

В многочисленных водоемах Оренбургской обл. постоянно развиваются зеленые нитчатки из родов спирогира, мужоция, зигнема, эдогониум. Большинство этих водорослей найдены без зигот и поэтому не были определены до вида. *Cladophora glomerata* Kütz., *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link — постоянные компоненты фитобентоса как в стоячих водоемах, так и в реках.

Среди остальных групп водорослей наиболее богаты видами синезеленые и эвгленовые. *Cyanophyta* (17 родов, 56 видов) встречаются как в фитопланктоне, так и в обрастаниях. Последние чаще состоят из видов родов *Oscillatoria*, *Lyngbya*, *Spirulina*. Нередко в водоемах области развиваются *Oscillatoria limosa* Ag., *O. tenuis* Ag., *Lyngbya major* Menegh. и другие обычные формы. «Цветение» воды, кроме *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs и *Microcystis aeruginosa* Kütz., вызывают также *Anabaena lemmermannii* P. Richt., *A. scheremetievii* Elenk., *Coelosphaerium kuetzingianum* Näg. Довольно часто в озерах встречаются *Microcystis greviellei* (Hass.) Elenk., *Gomphosphaeria lacustris* Chod. f. *lacustris* и f. *compacta* (Lemmer.) Elenk. Наряду с этими убиквистами найдены и редкие виды — *Oscillatoria tenuis* f. *uralensis* (Woronich.) Elenk. (Александровский, Саракташский, Беляевский р-ны), *O. granulata* f. *sibirica* (Popova) V. Poljansk. (Саракташский р-н), *Lyngbya intermedia* Gardn. (Грачевский, Новосергеевский р-ны) при этом в большом количестве.

*Euglenophyta* (7 родов, 35 видов), как правило, встречаются в мелководных водоемах — лужах, прудах, мелких озерах. По всей области широко представлены *Euglena proxima* Dang. и *E. deses* Ehr. Напротив, редкие для СССР виды — *E. pavlovskoensis* (Elenk. et. V. Poljansk.) Popova и *E. obtusa* Smitz — наблюдались только однажды соответственно в реке Урал у с. Алабайтал и в одном из озер у г. Саракташ.

*Pyrrophyta* (5 родов, 12 видов и разновидностей) — типичные планктеры. Такие представители, как *Ceratium hirundinella* (O. F. M.) Bergh., *Peridinium cinctum* (O. F. M.) Ehr., *P. volzii* Lemm., *Glenodinium quadridens* (Stein) Schill., нередко вызывают «цветение» воды. Эти формы чаще всего




Распространение в Оренбургской области одного нового и трех редких видов водорослей.

**Районы:** *1* — Северный, *2* — Бугурусланский, *3* — Абдулинский, *4* — Асекеевский, *5* — Матвеевский, *6* — Пономаревский, *7* — Бузулукский, *8* — Грачевский, *9* — Красногвардейский, *10* — Александровский, *11* — Шарлыкский, *12* — Курманаевский, *13* — Тоцкий, *14* — Сорочинский, *15* — Новосергеевский, *16* — Переволоцкий, *17* — Октябрьский, *18* — Тюльганский, *19* — Первомайский, *20* — Ташлинский, *21* — Илекский, *22* — Сакмарский, *23* — Оренбургский, *24* — Саракташский, *25* — Соль-Илецкий, *26* — Акбулакский, *27* — Беляевский, *28* — Кувандыкский, *29* — Гайский, *30* — Кваркенский, *31* — Новоорский, *32* — Адамовский, *33* — Домбаровский, *34* — Светлинский.

*I* — *Goniochloris fallax* Fott, *II* — *Oocystis eremosphaeria* Smith, *III* — *Oscillatoria tenuis* f. *uralensis* (Woronich.) Elenk., *IV* — *Lyngbya intermedia* Gardn.

встречаются в озерах западных, центральных и восточных районов области. Редкие для СССР *Cryptomonas marssonii* Skuja и *C. reflexa* (Mars.) Skuja были обнаружены в реке у с. Зиянчурино (Кувандыкский р-н).

*Xanthophyta* (6 родов, 8 видов) обычно встречаются единичными экземплярами или в небольшом количестве, кроме вошерии. Три вида этой группы относятся к роду *Goniochloris* — *G. fallax* Fott., *G. smithii* (Bourr.) Fott (Гайский, Беляевский, Саракташский р-ны), *G. mutica* (A. Br.) Fott (Кваркенский р-н). В озерах у с. Донское найден редкий для СССР вид *Pseudopolyedriopsis skujae* Hollerb.

Наконец, последней группой по видовому обилию является *Chrysophyta*, представленная четырьмя видами *Dinobryon* и *Synura uvella* Korsch.

Известно, что определенную роль в своеобразии флоры водоемов или региона играют редкие и эндемичные виды. Интересно установить ареалы таких форм. На основании анализа данных первых лет изучения альгофлоры Оренбургской обл. мы попытались выявить распространение одного нового и трех редких видов (см. рисунок ). Возможно, что при дальнейшем более тщательном обследовании водоемов области границы ареалов этих видов окажутся другими.

## ЛИТЕРАТУРА

Батурина В. Н. (1965). Фитопланктон двух плесов Ириклинского водохранилища на р. Урал. Тр. Омск. мед. инст., 61.— Батурина В. Н. (1970). Сезонная динамика фитопланктона Ириклинского водохранилища. Тр. Инст. экол. раст. и животных УФАН СССР, 70.— Батурина В. Н. (1971). Состав и основные закономерности распределения фитопланктона Ириклинского водохранилища (река Урал). В кн.: Биология, экология, география споровых растений Средней Азии.— Батурина В. Н. (1975). Альгофлора Ириклинского водохранилища (река Урал). Тез. докл. XII Международного ботанического конгресса.— Бенинг А. А. (1926). Материалы по гидрофауне придаточных систем р. Волги. Работы Волжской биостанции, 9, 1—2.— Бенинг А. А. (1938). Материалы по гидробиологии р. Урала. Тр. КазФАН СССР, 11.— Блюмина Л. С. (1957). Водоросли Соль-Илецких озер. Бот. ж., 42, 6.— Блюмина Л. С. (1971). Фитопланктон. В кн.: Гидробиология реки Урала.— Голлербах М. М. (1965). Основные проблемы систематики низших растений. Пробл. совр. бот., I.— Киселев И. А. (1954). Материалы к флоре водорослей водоемов района среднего и нижнего течения р. Урала в пределах Чкаловской и Западно-Казахстанской областей. Тр. Зоол. инст. АН СССР, 16.— Мура-

вейский С. Д. (1923). Наблюдения над весенним планктоном р. Урал и его стариц. Русск. гидробиол. ж., 2, 11—12.— Порядина С. Н. (1973). Альгофлора реки Урал и ее притоков. Автореф. канд. дисс. Ташкент.— Шелль Ю. К. (1883). Материалы для ботанической географии Уфимской и Оренбургской губерний. Тр. Общ. естествоисп. импер. Казанск. унив., 12, 1.— Ehrenberg Chr. G. (1830) Beiträge zur Kenntnis der Organisation der Infusorien und geographischen Verbreitung, besonders in Sibirien. Physik. Abhandlungs die königliche Academia der Wissenschaft.

Оренбургский
государственный педагогический институт.

Получено 7 V 1976.

---

*УДК 582.26 : 551+782.13 (477.87)*

**Н. С. Водопьян**

# ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ ИЗ САРМАТСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ЗАКАРПАТЬЯ

N. S. VODOPYAN. DIATOMS FROM SARMATIAN DEPOSITS OF THE TRANSCARPATHIANS

Приводятся первые сведения о сарматских диатомовых водорослях Закарпатья. В результате диатомового анализа нескольких образцов аргиллита и туффита среднесарматского возраста выявлено 112 видов водорослей, представленных 135 разновидностями и 2 формами, экологический состав которых свидетельствует о формировании вмещающих их осадков в литоральной зоне опресненного морского водоема, который затем начал вновь осолоняться морскими водами.

Изученность диатомовой флоры сарматского возраста на территории УССР неодинакова. Наиболее полно исследованы южные районы Украины (Pantocsek, 1902; Андрусов, 1911; Миссуна, 1913; Козыренко, 1958, 1959, 1960, 1961; Макарова, Козыренко, 1966). В ее центральных и западных районах находки сарматских диатомей известны близ г. Орехово Запорожской области (Гапонов, 1914), у с. Кременно Хмельницкой области (Гапонов, 1915) и в окрестностях г. Шумска Тернопольской области (Пшеничная, 1955). К среднему сармату относятся диатомеи из северо-восточной части Кировского района Крымской области (Козыренко, 1958), всего 15 морских и солоноватоводных форм, среди которых преобладает *Actinocyclus podolicus* (Missuna) Kozyr.

За пределами Украины на территории СССР диатомовые водоросли среднесарматского возраста обнаружены у с. Молокиш Молдавской ССР (Missuna, 1913), на Апшеронском (Голубятников, 1927) и Таманском (Макарова, 1960) полуостровах.

На основании анализа среднесарматских диатомовых водорослей, обнаруженных во всех этих пунктах, выделен общий характерный комплекс для юга СССР (Макарова, Козыренко, 1966; Козыренко, Макарова, 1974), состоящий из морских и солоноватоводных, преимущественно эпифитных видов: *Actinocyclus podolicus*, *Achnanthes baldjikii* (Bright) Grun. var. *podolica* Missuna, *Cocconeis scutellum* Ehr. var. *inequalepunctata* Missuna и var. *pulchra* Missuna, *Rhopalodia gibberula* (Ehr.) Müll. var. *gibberula* и var. *protracta* Grun., *Grammatophora* sp. В результате исследования руководящего комплекса и видового состава авторы сделали вывод, что осадконакопление происходило в прибрежной зоне моря, имевшей среднюю соленость и богатой водной растительностью.

Нами изучены образцы пород, которые были отобраны из скважины № 632, пробуренной в Чоп-Мукачевской впадине на участке Лопош в Закарпатской области УССР. Их отложения приурочены к нижней части алмашской свиты среднего сармата, образование которой на изученной территории связано с обмелением, сокращением и смещением сарматского водного бассейна к юго-западу и распадением его на отдельные небольшие лагуны (Венглинский, 1969).

Панцири диатомей были обнаружены на глубине 133, 147, 148 и 149 м. Всего выявлено 112 видов диатомовых водорослей (см. таблицу), представленных 135 разновидностями и 2 формами, из которых 11 видов принадлежит подклассу *Centrophycidae* и 101 — подклассу *Pennatophycidae*. Наиболее разнообразно представлено сем. *Naviculaceae* (64 вида), в котором видовым богатством отличается род *Navicula* Bory (20). Беднее видами роды *Cymbella* Ag. (9 видов), *Pinnularia* Ehr., *Caloneis* Cl. и *Gomphonema* Ag. (по 5), 11 видов отмечено из сем. *Nitzschiaceae* и по 5 — из семейств *Surirellaceae* и *Fragilariaceae*. Остальные семейства этого подкласса оказались более бедными по числу видов. В подклассе *Centrophycidae* все его представители принадлежат к нескольким родам семейств *Coscinodiscaceae*, *Actinodiscaceae* и *Eupodiscaceae*, из которых наиболее разнообразен род *Melosira* Ag. (3 вида).

На глубине 149 м обнаружено 39 видов диатомовых водорослей, представленных 44 разновидностями, из которых на долю пресноводных приходится 50%, пресноводно-солоноватоводных и солоноватоводных — 17.4%, на морские виды — 6.5%. Остальные виды (около 26%) известны только в ископаемом состоянии, и экология их точно не установлена, из них 8.7%, выявленных на этой глубине, не определены до вида и обозначены как species.

Наиболее высокие оценки обилия имеют пресноводные *Melosira arenaria*, *Fragilaria leptostauron*, *Cymbella leptoceros* и пресноводно-солоноватоводные *Cocconeis placentula* var. *intermedia*, *Nitzschia tryblionella* var. *victoriae*.

В меньшем количестве представлены *Epithemia sorex*, *Navicula amphibola*, *Melosira sulcata*, *Hyalodiscus* sp. Остальные виды имеют очень небольшую численность.

Весь комплекс в целом характерен для прибрежных условий мелководного, зарастающего, солоноватоводно-пресноводного водоема с некоторой примесью морских элементов.

На глубине 148 м найдено 90 видов диатомовых водорослей, представленных 107 разновидностями и формами, среди которых более 50% относится к пресноводным организмам. Пресноводно-солоноватоводные и солоноватоводные виды составляют 30%. На морские виды приходится всего около 2%. Остальные принадлежат к ископаемым видам, экология которых неизвестна. Некоторые из них обозначены как species (6.5%).

Группу доминантных видов составляют пресноводные и пресноводно-солоноватоводные: *Fragilaria leptostauron*, *Cocconeis placentula* var. *intermedia*, *Cymbella ventricosa*, *Epithemia sorex*, *Nitzschia tryblionella* var. *victoriae*, *Surirella biseriata* var. *bifrons* f. *punctata*, а также морской вид *Nitzschia granulata*. В меньшем количестве встречаются пресноводные — *Melosira arenaria*, *Fragilaria construens*, *Diploneis elliptica*, *Cymbella parva*, *C. aspera*, *Navicula arata*, пресноводно-солоноватоводные *Epithemia sorex* var. *gracilis*, *Rhopalodia gibba* var. *ventricosa*, *Nitzschia tryblionella* var. *levidensis*, *N. sigma*, солоноватоводная *Surirella ovalis*. В единичном числе отмечены остальные водоросли, в подавляющем большинстве — бентосные и эпифитные виды.

Этот комплекс диатомей также характерен для мелководного, еще в большей степени заросшего, солоновато-пресноводного водоема с незначительной примесью морских элементов.

На глубине 147 м диатомовый комплекс древнего водоема состоял из 13 видов, в котором преобладали морские литоральные элементы флоры с незначительной примесью солоноватоводно-пресноводных и пресноводных форм. Наибольшего развития достигала *Melosira sulcata*. В небольшом количестве отмечены *Melosira arenaria* и *Actinoptychus undulatus*. Остальные виды встречены единично. К ним относятся и такие вымершие виды, как *Caloneis sectilis* var. *boryana*, *Fragilaria leptostauron* var. *amphytetras*, *Rhaphoneis amphiceros*.

На глубине 133 м обнаружено всего 10 видов водорослей, представленных 11 разновидностями, из которых половина относится к морским

Систематический список диатомовых водорослей из среднесарматских отложений Закарпатской области Украинской ССР

| Вид | Экология | Обилие | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | глубина, м | | | |
| | | 133 | 147 | 148 | 149 |
| *Melosira arenaria* Moore | п | — | 2 | 3 | 4 |
| *M. scabrosa* Oestr. | п | — | — | 2 | 2 |
| *M. sulcata* (Ehr.) Kütz. | м | — | 4 | — | 3 |
| *Hyalodiscus* sp. | ? | 4 | — | — | 2 |
| *Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun. var. *minutulus* (Kütz.) Grun. | п-с | — | 2 | — | — |
| *Coscinodiscus obscurus* A. S. | вым | — | — | — | 2 |
| *Coscinodiscus* sp. | ? | — | 1 | — | — |
| *Actinoptychus adriaticus* Grun. var. *pumilus* Grun. | вым | — | 2 | — | — |
| *A. undulatus* (Bail.) Ralfs | с-м | — | 3 | — | 2 |
| *Actinocyclus ehrenbergii* Ralfs var. *ehrenbergii* | с-м | 2 | — | — | — |
| *A. ehrenbergii* var. *tenellus* (Br.) Hust. | с-м | 2 | 2 | — | 2 |
| *A. podolicus* (Missuna) Kozyr. | вым | — | 2 | — | 2 |
| *Rhaphoneis amphiceros* Ehr. | м | — | 2 | — | — |
| *Tetracyclus lacustris* Ralfs | п | — | — | 2 | — |
| *Grammatophora marina* (Lyngb.) Kütz. | м | 4 | — | — | — |
| *Meridion circulare* Ag. var. *circulare* | п | — | — | — | 2 |
| *M. circulare* var. *constrictum* (Ralfs) V. H. | п | — | — | 2 | — |
| *Opephora martyi* Herib. var. *amphyoxys* Poretzky | п | — | — | 2 | 2 |
| *Fragilaria brevistriata* Grun. var. *brevistriata* | п | — | — | 2 | — |
| *F. brevistriata* var. *elliptica* Herib. | п | — | — | 2 | — |
| *F. brevistriata* var. *subcapitata* Grun. | п | — | — | 2 | — |
| *F. construens* (Ehr.) Grun. var. *construens* | п | — | — | 3 | — |
| *F. construens* var. *exigua* (W. Sm.) Schulz | п | — | — | 2 | — |
| *F. construens* var. *subsalina* Hust. | п-с | — | — | 1 | — |
| *F. lapponica* Grun. | п | — | 1 | 3 | — |
| *F. leptostauron* (Ehr.) Hust. var. *leptostauron* | п | — | — | 5 | 4 |
| *F. leptostauron* var. *amphytetras* Grun. | вым | — | 1 | 2 | — |
| *Synedra ulna* (Nitzsch.) Ehr. var. *ulna* | п | — | — | 2 | — |
| *S. ulna* var. *amphirhinchus* (Ehr.) Grun. | п | — | — | — | 1 |
| *Eunotia arcus* Ehr. | п | — | — | 2 | — |
| *E. gracilis* (Ehr.) Rabenh. | п | — | — | 2 | — |
| *E. fallax* A. Cl. | п | — | — | 1 | — |
| *Cocconeis placentula* Ehr. var. *intermedia* (Herib. et Perag) Cl. | п-с | — | — | 5 | 4 |
| *C. thumensis* A. Mayer | п | — | — | 1 | — |
| *Achnanthes hauckiana* Grun. var. *rostrata* Schulz | п-с | — | — | 2 | — |
| *A. lanceolata* (Bréb.) Grun. var. *rostrata* (Oestr.) Hust. | п | — | — | 2 | — |
| *A. meyeri* Skv. | п | — | — | 2 | — |
| *Mastogloia* sp. | ? | 3 | — | — | — |
| *Diploneis elliptica* (Kütz.) Cl. | п | — | — | 3 | 2 |
| *D. smithii* (Bréb.) Cl. var. *pumila* (Grun.) Hust. | с | 2 | — | 2 | — |
| *Diploneis* sp. | ? | — | — | — | — |
| *Anomoeoneis sphaerophora* (Kütz.) Pfitz. var. *sphaerophora* | п-с | — | — | 2 | — |
| *A. sphaerophora* var. *polygramma* (Ehr.) O. Müll. | п-с | — | — | — | 2 |
| *A. sphaerophora* var. *sculpta* (Ehr.) O. Müll. | п-с | — | — | 1 | — |
| *Frustulia rhomboides* (Ehr.) D. T. var. *amphipleuroides* Grun. | п | — | — | 1 | — |
| *Stauroneis anceps* Ehr. var. *anceps* | п | — | — | 2 | 2 |
| *S. anceps* var. *gracilis* (Ehr.) Cl. | п | — | — | — | 2 |
| *S. phoenicenteron* Ehr. | п | — | — | 2 | 2 |
| *S. smithii* Grun. var. *smithii* | п | — | — | 2 | — |
| *S. smithii* var. *incisa* Pant. | п | — | — | 2 | — |
| *Navicula amphibola* Cl. | п | — | — | 2 | 3 |
| *N. anglica* Ralfs | п | — | — | 1 | — |
| *N. arata* Grun. | вым | — | — | 4 | 1 |
| *N. bacillum* Ehr. | п | — | — | 2 | — |
| N. *bituminosa* Pant. | с | — | — | 2 | 2 |
| *N. cari* Ehr. | п-с | — | — | 2 | — |
| *N. cryptocephala* Kütz. | п-с | — | — | 2 | — |
| *N. halionata* Pant. var. *directa* Pant. | вым | — | — | 2 | 2 |
| *N. jarrensis* Grun. | вым | — | — | 2 | 2 |
| *N. lacustris* Greg. var. *apiculata* Oestr. | п | — | — | 1 | — |
| *N. oblonga* Kütz. var. *oblonga* | п | — | — | 2 | — |
| *N. oblonga* var. *subcapitata* Pant. | п | — | — | 1 | — |

| Вид | Экология | Обилие | | |
|---|---|---|---|---|
| | | глубина, м | | |
| | | 133 | 147 | 148 |
| *N. paleacea* Pant. | вым | — | — | 2 |
| *N. placentula* (Ehr.) Grun. var. *placentula* | п-с | — | — | 3 |
| *N. placentula* f. *rostrata* A. Mayer | п-с | — | — | 2 |
| *N. placentula* f. *jenisseyensis* (Grun.) Meist. | п-с | — | — | 2 |
| *N. rostellata* Kütz. | п | — | — | 2 |
| *N. scutelloides* W. Sm. | п | — | — | 2 |
| *N. spectabilis* Greg. | м | 3 | — | — |
| *N. tuscula* (Ehr.) Grun. var. *tuscula* | п | — | — | 2 |
| *N. tuscula* var. *rostrata* Hust. | п-с | — | — | 2 |
| *N. distans* (W. Sm.) (?) | м | — | — | 2 |
| *Navicula* sp.′ | ? | — | 1 | — |
| *Navicula* sp.″ | ? | — | — | 2 |
| *Pinnularia gibba* Ehr. | п | — | — | 2 |
| *P. major* (Kütz.) Cl. var. *hyalina* Hust. | п | — | — | 2 |
| *P. rangoonensis* Grun. | п | — | — | 2 |
| *P. subrostrata* Lohman et Andrews | п | 1 | — | — |
| *P. viridis* (Nitzsch.) Ehr. | п | — | — | 2 |
| *Neidium productum* (W. Sm.) Cl. | п | — | — | 2 |
| *Caloneis amphisbaena* (Bory) Cl. | п-с | — | — | 2 |
| *C. bacillum* (Grun.) Mer. | п | — | — | 2 |
| *C. schumanniana* (Grun.) Cl. | п | — | — | 2 |
| *C. sectilis* (A. S.) Cl. var. *boryana* (Pant.) Cl. | вым | 2 | 1 | — |
| *C. silicula* (Ehr.) Cl. var. *ventricosa* (Ehr.) Donk. | п | — | — | 2 |
| *C. silicula* var. *truncatula* Grun. | п | — | — | 1 |
| *Gyrosigma distortum* (W. Sm.) Cl. | с | — | — | 2 |
| *G. kuetzingii* (Grun.) Hust. | п | — | — | 2 |
| *G. peisonis* (Grun.) Hust. | п-с | — | — | 2 |
| *Amphiprora paludosa* W. Sm. var. *paludosa* | п-с | — | — | 2 |
| *A. paludosa* var. *duplex* Grun. | п-с | — | — | 2 |
| *Amphora angusta* (Greg.) Cl. | с-м | — | — | 1 |
| *A. obtusa* Greg. | м | — | — | 2 |
| *A. ovalis* Kütz. | п | — | — | 2 |
| *A. sibirica* Skv. et Mayer | п | — | — | 2 |
| *Cymbella aspera* (Ehr.) Cl. | п | — | — | 3 |
| *C. austriaca* Grun. | п | — | — | 1 |
| *C. helvetica* Kütz. | п | — | — | 2 |
| *C. lanceolata* (Ehr.) V. H. | п | — | — | — |
| *C. leptoceros* (Ehr.) Grun. | п | — | — | 3 |
| *C. parva* (W. Sm.) Cl. | п | — | — | 3 |
| *C. turgida* (Greg.) Cl. | п | — | — | 2 |
| *C. turgidula* Grun. | п | — | — | 1 |
| *C. ventricosa* Kütz. | п | — | — | 5 |
| *Gomphonema brasiliensis* Brun. | п | — | — | 1 |
| *G. lanceolatum* Ehr. | п | — | — | 2 |
| *G. longiceps* Ehr. var. *longiceps* | п | — | — | — |
| *G. longiceps* var. *subclavatum* Grun. | п | — | — | — |
| *G. olivaceum* (Lyngb.) Kütz. var. *olivaceum* | п-с | — | — | 1 |
| *G. olivaceum* var. *calcareum* Cl. | п | — | — | 2 |
| *G. parvulum* (Kütz.) Grun. | п-с | — | — | 2 |
| *Epithemia sorex* Kütz. var. *sorex* | п-с | — | — | 5 |
| *E. sorex* var. *gracilis* Hust. | п | — | — | 3 |
| *E. zebra* (Ehr.) Kütz. var. *porcellus* (Kütz.) Grun. | п | — | — | — |
| *E. zebra* (Ehr.) Kütz. var. *saxonica* (Kütz.) Grun. | п | — | — | 2 |
| *Rhopalodia gibba* (Ehr.) O. Müll. var. *gibba* | п-с | — | — | 3 |
| *Rh. gibba* var. *ventricosa* (Ehr.) Grun. | п-с | — | — | 3 |
| *Rh. gibberula* (Ehr.) O. Müll. | с | — | — | 2 |
| *Nitzschia granulata* Grun. | м | — | — | 5 |
| *N. doljensis* Pant. | вым | 3 | — | — |
| *N. frustulum* (Kütz.) Grun. | п-с | — | — | 2 |
| *N. obtusa* W. Sm. | с | — | — | 1 |
| *N. sigma* (Kütz.) W. Sm. | п-с | — | — | 4 |
| *N. spectabilis* (Ehr.) Ralfs | п | — | — | 2 |
| *N. stagnorum* Rabenh. | п-с | — | — | 2 |
| *N. sublinearis* Hust. | п-с | — | — | 3 |
| *N. tryblionella* Hantzsch. var. *tryblionella* | п-с | — | — | 3 |
| *N. tryblionella* var. *levidensis* (W. Sm.) Grun. | п-с | — | — | 3 |
| *N. tryblionella* var. *victoriae* Grun. | п-с | — | — | 5 |

*Продолжение*

| Вид | Экология | Обилие | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | глубина, м | | | |
| | | 133 | 147 | 148 | 149 |
| *Nitzschia* sp.′ | ? | — | — | 2 | — |
| *Nitzschia* sp.″ | ? | — | — | 1 | — |
| *Surirella biseriata* Bréb. var. *bifrons* (Ehr.) Hust. f. *punctata* Meist. | п | — | — | 5 | — |
| *S. ovalis* Bréb. | с | — | — | 3 | 2 |
| *S. ovata* Kütz. | п | — | — | 2 | — |
| *S. spinulosa* Pr.-Lavr. | п | — | — | — | 2 |
| *Surirella* sp. | ? | — | — | 2 | 2 |
| *Campylodiscus limbatus* Bréb. var. *astralis* Eulenst. | вым | 2 | — | — | — |

Примечание. п — пресноводная водоросль, п-с — пресноводно-солоноватоводная, с — солоноватоводная, м — морская, с-м — солоноватоводно-морская, вым — вымершая, ? — неизвестной экологии. Оценки обилия: 1 — единично (до 10 экземпляров в препарате), 2 — редко (до 50 экз. в препарате), 3 — нередко (по одному экземпляру в каждом ряду препарата), 4 — часто (по несколько экземпляров в каждом ряду препарата), 5 — очень часто (по одному экземпляру в каждом поле зрения препарата).

и солоноватоводным формам. Другая половина видов известна только в ископаемом состоянии. Преобладают *Grammatophora marina* и *Hyalodiscus* sp. В меньшем количестве присутствуют *Navicula spectabilis*, *Nitzschia doljensis*, *Mastogloia* sp. Остальные виды представлены единичными находками.

Солоноватоводно-морской состав обнаруженных диатомовых водорослей с преобладанием морских *Grammatophora marina* и *Hyalodiscus* sp. свидетельствует об образовании этих отложений в древнем морском бассейне.

Таким образом, смена экологического состава и доминирующих видов диатомовых водорослей в исследованных нами образцах пород указывает на то, что процесс осадконакопления в Закарпатье в среднесарматское время происходил не в одинаковых экологических условиях. На глубине 149 и 148 м осадки формировались в литоральной зоне сильно опресненного морского бассейна; на глубине 147 м — в прибрежной части более соленого водоема и на глубине 133 м — в бассейне, соленость воды которого достигала уровня морской.

Наша статья является предварительным сообщением о диатомовой флоре сарматских отложений Закарпатья. Дальнейшее изучение диатомовых водорослей из этих отложений позволит более детально проанализировать их видовой состав и установить характерные экологические комплексы для раннего, среднего и позднего сармата на данной территории, а также сопоставить полученный материал с находками диатомей одновозрастных комплексов других районов СССР и сопредельных стран.

## ЛИТЕРАТУРА

(Андрусов Н.) Andrussow N. (1911). Die fossilen Bryozoenriffe der Halbinseln Kertsch and Taman. Kiew.— Венглинский И. В. (1969). Фораминиферы и биостратиграфия миоценовых отложений Закарпатского внутреннего прогиба. Автореф. докт. дисс. Львов.— Гапонов Е. А. (1914). Ископаемые диатомовые водоросли из сарматских слоев севера Таврической губернии. Зап. Новорос. общ. естествоиспыт., 39, Одесса.— Гапонов Е. А. (1915). Ископаемые диатомовые водоросли из нижнесарматских слоев Подолии. Ежегодн. по геол. и минерал. России, 17, 1—3.— Голубятников Д. В. (1927). Детальная геологическая карта Апшеронского полуострова. Биби-Эйбат. Тр. Геол. комитета, нов. сер., 106.— Козыренко Т. Ф. (1958). К диатомовой флоре верхнемиоценовых отложений степного Крыма. I. Вестн. ЛГУ, 15, сер. биол., 3.— Козыренко Т. Ф. (1959). К диатомовой флоре верхнемиоценовых отложений степного Крыма. II. Вестн. ЛГУ, 21, сер. биол., 4.— Козыренко Т. Ф. (1960). Диатомовые водоросли верхнемиоценовых отложений восточного Крыма (Кировский, Советский и Ленинский районы). Автореф. канд. дисс. Л.— Козыренко Т. Ф. (1961). О морфологической изменчивости некоторых верхнемиоценовых видов диатомовых водорослей. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 14.— Козыренко Т. Ф., И. В. Макарова. (1974). Миоценовые диатомеи. В кн.: Диатомовые водоросли СССР, 1, Л.— Макарова И. В. (1960). К флоре диатомовых водорослей неогена Таманского

полуострова. Вестн. ЛГУ, 3, сер. биол., 1.— Макарова И. В., Т. Ф. Козыренко. (1966). Диатомовые водоросли из морских миоценовых отложений юга европейской части СССР и их значение для стратиграфии.— (Миссуна А. Б.) Missuńa A. B. (1913). Beitrag zur Kenntniss der fossilen Diatomeen südrusslands. В сборнике в честь двадцатипятилетия научной деятельности В. И. Вернадского. М.— Пшеничная Л. А. (1955). О диатомеях нижнесарматских отложений окрестностей г. Шумска. Бюлл. научн. студенч. конфер., 2, Львов.— Pantocsek J. (1902). Die Bacillarien des Klebschiefers von Kertsch. Зап. Импер. СПб. минералог. общ. 2, ч. 39.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 27 VI 1975.

# КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.3 : 582.5/.9

**В. А. Поддубная-Арнольди.** Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М., «Наука», 1976, 507 с., 161 рис. Тираж 2000 экз. Ц. 3 р. 84 к.

E. S. TERYOKHIN, T. B. BATYGINA. *V. A. PODDUBNAYA-ARNOLDI.* CYTOEMBRYOLOGY OF ANGIOSPERMOUS PLANTS. 1976

Рецензируемая книга представляет собой новое, значительно дополненное и существенно переработанное издание монографии «Общая эмбриология покрытосеменных растений», вышедшей 12 лет назад. Автор ее — один из ведущих советских эмбриологов, внесший крупный вклад в разработку многих теоретических и практических проблем эмбриологии цветковых растений. Это обстоятельство, а также широкая эрудиция автора позволили не только дать сводку обширного фактического материала, накопленного в этом разделе ботаники, но и подвергнуть его глубокому и всестороннему критическому анализу, представить целостную картину его современного состояния.

В последнее время одной из особенностей развития эмбриологии растений является широкое цитологическое изучение эмбриологических структур, что отражает современную тенденцию, проявляющуюся в развитии ряда ботанических дисциплин, тенденцию ко все более точному и тонкому изучению структур и функций на разных уровнях организации с привлечением современных методов исследования и оборудования.

Как известно, главной задачей эмбриологии растений является выяснение закономерностей полового процесса и размножения и разработка на этой основе способов управления воспроизведением растений. В книге В. А. Поддубной-Арнольди эмбриологические структуры и процессы рассмотрены во всей их сложности и многообразии, в их развитии и связи с окружающей средой. Большое внимание уделено и проблемам эволюционной эмбриологии. Особую ценность придает монографии то, что в ней нашли широкое отражение данные по физиологии, биохимии, цито- и гистохимии эмбриологических процессов, по применению электронной и люминесцентной микроскопии этих процессов, а также сведения об исследованиях генеративных клеток, тканей и органов, выращиваемых на искусственных средах. Такой подход позволяет глубже познать многие не только недавно открытые, но и уже известные, но лишь с одной или немногих сторон процессы и структуры.

Нет необходимости подробно рассматривать содержание отдельных разделов монографии, которая несомненно (как и первое издание) стала настольной книгой советских и многих зарубежных исследователей. Мы остановимся лишь на некоторых вопросах, представляющих, как нам кажется, интерес не только для эмбриологов растений, но и для более широких кругов ботаников.

Книга состоит из 11 глав. Первое, что отличает ее от предыдущего издания, — сравнительно небольшая, но емкая по содержанию глава, в которой кратко изложена история эмбриологии растений. В ней нашли отражение не только основные этапы развития цитоэмбриологии, но и основные направления ее развития: описательное, сравнительное и экспериментальное. Автор справедливо подчеркивает непреходящее значение описательного метода как основы всех других подходов к изучению эмбрио-

логических структур и процессов. Главу заключает краткая историческая справка о применении в цитоэмбриологии основных современных методов исследования.

Во второй главе, посвященной предмету и методикам цитоэмбриологии, ярко показано ее значение для таких дисциплин, как систематика и филогения растений, генетика и селекция. Здесь же очень обстоятельно освещены столь необходимые эмбриологам методики ускоренных исследований на фиксированном и живом материале (в разработку которых значительный вклад внес автор), методики цито- и гистохимических исследований.

Как и в первое издание, в монографию включена весьма полезная (третья) глава о развитии и строении цветка, которая служит как бы введением к пониманию совершающихся в нем эмбриологических процессов. Автору удалось, несмотря на необходимость крайне сжатого изложения, осветить ряд важных вопросов органогении цветка, узловые этапы его развития, проблемы половых форм цветка и изменения пола у растений. Отмечена скудость современных гистохимических данных о развитии цветков и соцветий.

В четвертой и пятой главах подробно и всесторонне освещены процессы микро- и макроспорогенеза, формирования пыльцевого зерна и зародышевого мешка, развития микроспорангия и семезачатка. Весьма ценными являются глубокий анализ описываемых явлений и широкое привлечение новейших данных о субклеточном строении эмбриологических структур, а также анализ характера и причин нарушения их нормального развития.

Новым является объединение в шестой главе описания процессов опыления и оплодотворения под заголовком «Зиготогенез». Такое объединение вполне оправдано, поскольку термин «зиготогенез» точно отражает общую направленность процессов опыления и оплодотворения. В этой главе приведено много новых сведений и, что весьма отрадно, уделено значительное внимание анализу трофических взаимосвязей эмбриологических структур. Этот аспект изучения эмбриологических структур будет, по нашему мнению, приобретать в дальнейшем все большее значение как в теоретических, так и в прикладных эмбриологических исследованиях.

В седьмой и восьмой главах описаны соответственно основные типы эндоспермогенеза и эмбриогенеза и основные закономерности развития этих структур. Здесь обращают на себя внимание новые для подобных изданий разделы, посвященные анализу результатов гистохимических исследований эндосперма и зародыша.

Весьма интересен раздел о полиэмбрионии и причинах ее возникновения. Большой вклад в изучение этих вопросов внес автор монографии, разработавший ее подробную классификацию.

Отмечено, что причины этого очень важного для практических целей явления остаются не раскрытыми.

Не менее интересен и важен раздел, посвященный анализу данных о культивировании зародышей на искусственных средах. Именно эта область исследований открывает один из возможных путей практического решения проблемы отдаленной гибридизации.

Ценным дополнением восьмой главы являются разделы, содержащие современные данные об основных особенностях строения семян и плодов, об их развитии, о жизнеспособности и прорастании семян и о партенокарпии. Учитывая, что многие особенности процессов прорастания семян позволяют глубже понять организацию и развитие зародыша, эндосперма и семени, хотелось бы в будущих изданиях рецензируемой монографии видеть этот раздел более полным.

В девятой главе дан анализ явлений апомиксиса. Необходимо обратить внимание на следующее. В. А. Поддубная-Арнольди еще раз обстоятельно показала, что именно генетическая теория возникновения и эволюции апомиксиса является наиболее плодотворной основой для дальнейшей разработки этого перспективнейшего направления эмбриологических исследований. Вероятно, только комплексное изучение вопросов, связан-

ных с апомиксисом, и применение различных методов исследования позволят пролить свет на ряд вопросов, связанных с этой проблемой.

В десятой главе, посвященной роли эмбриологии в систематике и филогении, всесторонне обсуждается проблема происхождения зародышевого мешка и двойного оплодотворения покрытосеменных. Автор подчеркивает, что происхождение мужского и женского гаметофитов этих растений тесно связано с происхождением цветковых. Рассмотрев существующие взгляды и гипотезы, В. А. Поддубная-Арнольди приходит к заключению, что этот вопрос не может сегодня считаться решенным ввиду недостаточности наших знаний и прежде всего палеоботанических знаний. Вместе с тем, основываясь на эмбриологических данных, она считает возможным подчеркнуть наибольшее (хотя может быть и весьма отдаленное) родство покрытосеменных и голосеменных (в сравнении с остальными группами архегониальных растений).

Очень насыщены фактическим материалом разделы десятой главы, посвященные использованию цитоэмбриологических признаков в систематике и филогении. Ценным является указание автора на то, что, несмотря на относительно большую консервативность и, как следствие, меньшее разнообразие цитоэмбриологических признаков по сравнению с другими группами их (например морфологическими), эмбриологические процессы и структуры изменяются под влиянием условий среды. Нам представляется, однако, что вопрос об эволюционной консервативности эмбриологических признаков нуждается в дальнейших исследованиях, а их предполагаемое меньшее разнообразие связано не в последнюю очередь с меньшей изученностью в сравнении с другими группами признаков, используемыми в систематике и филогении. Не исключено, что выводы автора являются также следствием недостаточной изученности взаимосвязи эмбриологических структур и процессов со всей совокупностью экологических факторов. Крайне редкие примеры таких взаимосвязей, приведенные в монографии, подтверждают это мнение.

Автором ярко показано значение эмбриологических исследований в разработке некоторых ключевых проблем филогении цветковых растений, в частности вопроса об эволюционном становлении однодольности. К сожалению, этой проблеме уделено сравнительно мало места.

Одиннадцатая, заключительная глава монографии посвящена обсуждению роли цитоэмбриологии в решении современных проблем генетики и селекции растений. Эта глава краткая, но очень емкая, представляет собой в сущности особую монографию. Ознакомление с ней необходимо для любого генетика и селекционера.

Книга прекрасно оформлена, издана на хорошей бумаге, с большим количеством новых и часто оригинальных авторских рисунков и фотографий. Она снабжена большим списком литературы, содержащим 889 наименований работ советских и зарубежных авторов. В конце ее имеются предметный указатель и алфавитные указатели русских и латинских названий растений, что значительно облегчает пользование монографией.

Нельзя не отметить с сожалением, что книга издана очень небольшим тиражом и скоро, конечно, станет библиографической редкостью. Столь ограниченный тираж совершенно не соответствует научному значению этого труда, который уже стал настольной книгой не только эмбриологов, но и широкого круга ботаников, генетиков и селекционеров.

*Э. С. Терехин, Т. Б. Батыгина.*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 I 1977.

УДК 019.941 : 082.2 : 633.2.03 (571.56)

# Луга Якутии. М., «Наука», 1975, 176 с.[1]

Е. Р. МАТВЕЕВА. К. Е. КОНОНОВ, В. М. МИРКИН. (А REVIEW). GRASSLANDS OF YAKUTIA. 1975

Рецензируемая монография написана коллективом сотрудников Института биологии Якутского филиала Сибирского отделения АН СССР В. Н. Андреевым, Т. Ф. Галактионовой, В. М. Михалевой, А. А. Пермяковой, В. И. Перфильевой, А. М. Петровым и В. А. Шелудяковой под редакцией В. Н. Андреева.

Монография состоит из Введения и четырех глав: I. «Основные закономерности распределения луговой растительности», II. «Характеристика луговых формаций», III. «Региональные особенности лугов», IV. «Изменение лугов в результате деятельности человека, пути их улучшения и расширения». В конце книги приводятся список литературы и перечень русских и латинских названий растений.

Все главы имеют подразделы, материал расположен логично, без лишних повторений.

Во Введении по литературным данным дается краткая история изучения лугов Якутии. Освоение этого своеобразного, обширного края началось с конца I—начала II тысячелетий нашей эры. Издавна якуты разводили крупный рогатый скот и лошадей, используя природные сенокосы и пастбища. Животноводство и в настоящее время дает 80% всей валовой продукции совхозов и колхозов.

Сведения о лугах Якутии имеются в литературе с 1855 г., но научные исследования их начались лишь в XX в.

До настоящего времени не было попыток обобщения обширных материалов, накопившихся за многие годы изучения лугов Якутии. Поэтому рецензируемая сводка представляет большой интерес и позволяет с наименьшей затратой времени получить полное представление о лугах обширнейшего и своеобразного края, простирающегося с запада на восток на 2500 и с юга на север — на 2000 км.

Луга Якутии несут черты широтной зональности и вертикальной поясности, встречаясь на территории республики от арктических пустынь и тундр до светло- и темнохвойной тайги включительно, от приморских равнин до высокогорий (до 2000 м над ур. м.).

В первой главе дана топологическая схема луговой растительности и рассматриваются ландшафтные категории лугов: пойменные, приозерные, приморские, мелкодолинные, лесные. Характеристика этих типов довольно хорошая, но, к сожалению, авторы не провели сравнения их с категориями лугов других районов СССР. Особенно интересно было бы это сделать для весьма специфичных приморских лугов.

Во второй главе приведена классификационная схема луговой растительности, построенная, как пишет ее автор А. А. Пермякова, с учетом принципов, предложенных А. П. Шенниковым и его последователями. Придерживаясь тех же позиций, мы считаем приведенный вариант классификации вполне приемлемым. Однако отнесение некоторых формаций к классу средневлажных (т. е. мезофитных) лугов, нам думается, не обосновано. Мы имеем в виду формации: болотномятликовую, двукисточниковую, вязолистнолабазниковую, оптимум развития которых находится в условиях хотя бы временного избыточного увлажнения.

В третьей главе хорошо показаны региональные особенности лугов в бассейнах Лены, Алдана, Вилюя, Яны, Индигирки, Алазеи и Колымы, Оленька и Анабара.

[1] *Примечание Редакции.* Проблема классификации, как известно,— одна из основных и наиболее спорных в современной геоботанике. Научные дискуссии необходимы для ее решения. В связи с этим редакция «Ботанического журнала» сочла целесообразным публикацию двух рецензий на работу «Луга Якутии», в которых дается различная оценка этого труда.

Четвертая глава носит прикладной характер и представляет большую ценность как руководство по рациональному использованию, расширению и улучшению кормовых угодий края. В ней сведены данные разнообразных опытов, проведенных в Якутии, результаты которых могут быть широко использованы в сельскохозяйственном производстве.

В список литературы включено 171 наименование, в том числе 26 работ авторов книги, что говорит об их существенном вкладе в изучение растительности, и в том числе лугов разных районов Якутии. Список русских и латинских названий растений представлен достаточно полно.

В заключение следует отметить, что рецензируемая монография представляет научную и практическую ценность и ее появление надо оценить положительно.

*Е. П. Матвеева.*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 XII 1975.

---

Якутия составляет одну шестую часть территории нашей страны. Ее протяженность и с севера на юг, и с запада на восток превышает 2000 км. Характеризующаяся наличием горных систем территория Якутии имеет разнообразную флору и растительность, причем немалую роль в растительном покрове этого края играют сообщества травяных растений и в том числе луга. Несмотря на ряд публикаций о растительности этого района, получить общее представление о якутских лугах до настоящего времени довольно трудно, и потому мы с надеждой открываем новую книгу, выпущенную издательством «Наука». Гриф Академии наук СССР и год издания 1975 обязывают ко многому.

В рецензируемой книге 4 главы. Первая глава «Основные закономерности распространения луговой растительности» (авторы В. М. Михалева, В. И. Перфильева) является кратким очерком географического распространения лугов в Якутии, их генезиса и характера использования. Вторая глава «Характеристика луговых формаций» (авторы А. А. Пермякова, Т. Ф. Галактионова и В. А. Шелудякова) представляет собой обзор основных синтаксонов лугов республики. Третья глава «Региональные особенности лугов» (авторы Т. Ф. Галактионова, В. А. Шелудякова, В. М. Михалева, А. А. Пермякова, В. И. Перфильева) является в известной мере повторением первой главы и содержит более подробное описание основных районов распространения лугов в Якутии (долина Лены, бассейны Алдана, Вилюя, Яны, Индигирки, Алазеи и Колымы, Оленька и Анабара). Наконец, четвертая глава «Изменение лугов в результате деятельности человека, пути их улучшения и расширения» (автор А. М. Петров) ставит ряд прикладных вопросов.

В работах геоботанического характера вопросы классификации всегда являются центральными, так как, не выделив ценотических единиц, нельзя рассматривать географию растительности и пути ее улучшения. По этой причине мы начнем анализ содержания книги со второй главы. К сожалению, в ней игнорируется то новое, что было сделано в области классификации лугов. Авторы лишь констатируют, что в основу классификации были положены работы А. П. Шенникова, Е. П. Матвеевой и И. С. Буддо. Целая серия критических статей А. А. Ниценко, Х. Х. Трасса, Т. А. Работнова (не говоря уже о работах Л. Г. Раменского) и других советских геоботаников (которые убедительно показали недостатки классификации по доминантам луговой растительности, подверженной резкой разногодичной и сезонной изменчивости), так же как и резолюция Третьего Всесоюзного совещания по классификации растительности, не поколе-

бали уверенности авторов книги в правильности выбранного ими подхода.[1]

В книге нет ни одного сводного списка (более того, названия всех растений в тексте даны по-русски, что значительно снижает ее ценность для иностранных специалистов, которые несомненно заинтересуются сводкой о лугах Якутии) и характеристика каждой из формаций дана весьма произвольно (иногда в трех строках, иногда на трех страницах); тем не менее попытаемся оценить составленную классификацию.

Луга, в соответствии с определением А. П. Шенникова, якутские геоботаники рассматривают как сообщества многолетних травяных мезофитов. Однако, опираясь на авторитет Шенникова, авторы классификации позволили себе весьма произвольно трактовать понятие «мезофит». В подтипе переувлажненных лугов (почему-то деление А. П. Шенникова на болотистые, настоящие и остепненные луга не удовлетворило авторов, и они выделили близкие подтипы средневлажных и перувлажненных лугов) мы находим по меньшей мере десяток формаций, где доминируют типичнейшие гигрофиты и даже гидрофиты, такие как осоки вздутая, прямостоячая, двурядная, манник трехцветковый и т. д. Совершенно очевидно, что в этом случае правильнее было бы говорить о травяных болотах. Не соответствует Шенникову и понимание пустошных лугов, в рамках которых выделены формации с господством кобрезий Белларди и нителистной. Под кобрезниками почвы заболоченно-тундрового типа. Правильнее эти сообщества отнести к травяным пустошам.

Классы формаций выделены по принадлежности доминантов к сходным биоморфам. Среди средневлажных лугов различаются крупнозлаковые корневищные и рыхлокустовые (если быть последовательными, почему бы их не разделить?), крупнозлаковые дерновинно-злаковые, мелкозлаковые корневищные и рыхлокустовые, осоковые корневищные, осоковые мелкокочковатые, бобовые, крупноразнотравные, мелкоразнотравные, хвощевые луга. Т. А. Работновым (1976 и др.) было неоднократно показано, что обилие бобовых в травостое — временный признак и потому его нельзя использовать в качестве классификационного критерия. Не рекомендованы Работновым в качестве критериев классификации и те виды, которые дают кратковременные вспышки обилия в результате временного нарушения травяного яруса. Болотница промежуточная, на основании которой в рецензируемой книге в классе формаций ситовниковых лугов выделена формация, относится как раз к числу видов, у которых наблюдается вспышка обилия при вымокании остальных растений в случае более длительного паводка. Цитируя 7 работ Работнова, опубликованных им до 1940 г. в Якутии, авторы монографии, к сожалению, не обратили внимания на те интересные разработки в области теории луговедения, которые были выполнены этим ученым в послевоенные годы.

Формации, выделенные А. А. Пермяковой, могут быть хорошими иллюстрациями случайного характера этой единицы, экологический объем которой определяется только ареалом доминирования одного вида, а устойчивость во времени — его биологией. Формация ячменя короткоостистого — вида с необычайно широкой экологической амплитудой, простирающейся фактически от степей до низинных травяных болот, включена в средневлажные (настоящие) луга. Ссылаясь на авторитет Е. П. Матвеевой, авторы опять-таки использовали ее работы весьма односторонне. Применяя и защищая синтаксон «формация», она в то же время признавала его экологическую неравнозначность при наличии разных доминантов и широко практиковала дробление формации и отнесение субформаций к разным

[1] На Третьем Всесоюзном совещании по классификации растительности (Ленинград, 1972 г.) была принята резолюция, в которой содержалась рекомендация строить классификацию лугов с учетом флористических критериев, поскольку доминанты не устойчивы во времени. Было также признано нежелательным использовать при работе со сменнодоминантной растительностью синтаксон «формация». Указывалось, что «выделяемые же ассоциации должны быть документированы сводными списками или синтетическими таблицами».

классам. Не оправданная с позиций логики, эта операция в известной мере компенсировала недостатки синтаксона и обеспечивала бóльшую экологичность классификации. Лишь в единственном случае (формация вейника Лангсдорфа) Пермякова выделила две одноименные формации в подтипах среднеувлажненных и переувлажненных лугов.

Сменнодоминантность — это лишь один из признаков луговых сообществ, который осложняет их классификацию по критериям, принятым для классификации бореальных лесов. Второй осложняющий признак — это полидоминантность. Как же в этом случае решается вопрос в монографии? Большей частью в классификацию включены «чистые» формации с одним доминантом. Их выделено 70. Лишь в пяти случаях авторы сочли возможным выделять полидоминантные формации («злаковые с ячменем короткоостистым, лисохвостом, пыреем ползучим и др.», «разнотравные с кровохлебкой, геранью луговой, василистником простым, ветренницей вильчатой и др.», «широкотравные со скердой сибирской, бодяком разнолистным и др.», «крупнозлаковые с манником трехцветковым, бекманией восточной, тростником и др.», «осоковые с осокой прямоколосой, пузырчатой, камнелюбивой и др.»). Оценивая это соотношение, нетрудно сделать вывод, что авторы насильственно втиснули разнообразие луговых ассоциаций в прокрустово ложе монодоминантных единиц. Вполне очевидно, что разнообразие сочетаний видов неисчерпаемо и в природе при желании можно отыскать фрагменты растительных сообществ с монодоминированием (особенно, если проводить описания в разные годы); но возникает вопрос, не являются ли эти фрагменты произвольно выхваченными, случайными и мало характерными сообществами? Выделенные пять полидоминантных формаций на фоне семидесяти монодоминантных производят впечатление экологически и морфологически аморфных образований, неких «резервуаров» для всего того, что не удалось вместить в рамки ортодоксально-монодоминантной системы формаций.

Обсуждать вопрос об ассоциациях, выделенных авторами монографии, фактически не представляется возможным, так как нигде не приведен их полный список. Очевидно, все единицы выделены по двум доминантам без учета всего остального списка видов.

Три остальных главы оставляют несравненно лучшее впечатление, в особенности первая, которую можно считать наиболее ценной. В данном случае авторам главы не было необходимости связывать себя рамками морфологической классификации и они рассмотрели основные типы луговых ландшафтов (приморские, долинные, материковые луга) с их подразделением на ряд более дробных, но вполне соответствующих природе категорий. Удачно подобрав наиболее характерные физиономические и экологические признаки, они дают общую картину распространения лугов по зонам республики, описывают основные типы пойм, типы поясности в аласах, растительность травяных речек и т. д.

Третья глава, как уже отмечалось, в известной мере повторяет первую. Впечатление от нее ухудшается тем, что авторы широко используют единицы неопределенного объема и неопределенной экологии. Такого рода категории, как «разнотравно-злаковый средневлажный луг», «злаково-разнотравный остепненный луг», «злаково-осоковый средневлажный луг» (с. 119) и т. д., никак не связаны даже с той системой, которая приведена во второй главе. Невольно возникает впечатление, что в своей практической деятельности авторы опирались в основном на топо-экологические категории лугов и лишь крайне редко — на ограниченное число формаций, которые наиболее характерны для разных районов. В некоторых случаях они обходятся совсем без ссылок на классификацию, а вновь перечисляют наиболее характерные с их точки зрения виды, слагающие луга того или иного района. Если бы классификация была более экологичной и ее единицы лучше обоснованы, в этом разделе можно было бы ограничиться лишь ссылками на вторую главу, а не конструировать их вновь при рассмотрении каждого района распространения лугов.

В начале четвертой главы было бы логично поместить хозяйственную типологию луговых угодий Якутии. Е. П. Матвеева, на мнение которой авторы сослались в начале второй главы, считала такую типологию обязательным элементом, завершающим геоботаническое исследование. Однако авторы, видимо, считают, что составленная ими классификация может служить и хозяйственной типологией, и сразу переходят к рассмотрению насущных проблем луговодства Якутии. Приводятся краткая экспликация землеустроительных категорий лугового фонда республики, справка по его культуртехническому состоянию, рекомендации по сенокошению и сушке сена, орошению, удобрению лугов, расширению площади машинодоступных лугов. Однако этот ценный раздел книги оказывается практически оторванным от основного текста и не увязан с остальными главами. И природное районирование, и особенно классификация остаются чисто теоретическими разработками, не трансформированными в доступные для практиков хозяйственно-геоботаническое районирование и хозяйственную типологию.

В целом книга, выпущенная издательством «Наука», производит на нас впечатление безадресной. Для практиков (с учетом этой категории читателей, видимо, не приводятся латинские названия растений) она сложна, для научных работников — несколько примитивна.

*К. Е. Кононов, Б. М. Миркин.*

Якутский государственный университет,
Якутск
и
Башкирский государственный университет,
Уфа.

Получено 8 XII 1975.

---

*УДК 019.941 : 002.01 : 576.16 : 581.9 (47+57) 502.7*

**Красная книга.** Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Под редакцией акад. А. Л. Тахтаджяна. Л., «Наука», 1975, 204 с. Ц. 1 р. 31 к.

M. I. K O T O V. (A REVIEW.) THE RED BOOK. WILD-GROWING SPECIES OF THE FLORA OF THE U.S.S.R. REQUIRING PROTECTION. 1975

Рецензируемая «Красная книга» написана коллективом ботаников: основные авторы ее Э. Ц. Габриэлян, Л. В. Денисова, Р. В. Камелин, Л. И. Малышев, Т. Н. Попова, В. Н. Тихомиров, В. И. Чопик, Б. А. Юрцев. В составлении ее приняли участие еще 24 человека (указанные в предисловии). Авторы в основном использовали данные литературы,[1] материалы собственных региональных исследований и гербарии, но, по-видимому, у них нет полной уверенности в том, что нуждающиеся в охране растения сохранились всюду в указанных местах. Для последующих изданий этой книги необходимо срочно еще раз проверить, произрастают ли они и теперь в упомянутых местообитаниях. В списке, приведенном в «Красной книге», указаны также виды, до сих пор сохранившиеся во многих районах в довольно значительных количествах, например *Adonis vernalis* L., *Allium ursinum* L., ковыли, многие орхидеи и другие, которым грозит уничтожение. Указано много видов сем. *Liliaceae*, *Amaryllidaceae*, *Iridaceae*, *Orchidaceae* и других с красивыми цветками, которые уничтожаются при массовых сборах для продажи.

Список видов, подлежащих охране в 10 районах, принятых авторами, неоднороден по полноте. Наибольшее число их отмечено для Центра европейской части СССР, Молдавии, Крыма и Кавказа, меньше всего — для Сибири и Севера европейской части СССР. Это объясняется не только неравномерной изученностью территории СССР, но и составом авторов — специалистов по флоре того или иного региона СССР.

[1] При составлении списка видов авторы прежде всего учли «Флору СССР» (30 томов), труд С. К. Черепанова («Свод дополнений и изменений к „Флоре СССР“ (тт. I—XXX)», 1973), основные региональные «Флоры» и определители растений.

К сожалению, в «Красной книге» разные авторы понимают объем видов по-разному. Преобладает точка зрения В. Л. Комарова и его школы, но у некоторых авторов проявляется иное понимание вида, а иногда они переводят хорошие виды в синонимы или подвиды и даже в разновидности. Правда, таких комбинаций в «Красной книге» мало. На наш взгляд, некоторые виды необоснованно включены в «сборный вид», например: *Daphne altaica* Pall. (incl. *D. sophia* Kalenicz., *D. taurica* Kotov), *D. cneorum* (incl. *D. julia* Kos.-Pol.), *Paeonia tenuifolia* L. (incl. *P. biebersteiniana* Rupr., *P. carthalinica* Ketzch., *P. lithophila* Kotov), *Tulipa callieri* Hal. et Lev. (incl. *T. koktebelica* Junge). В то же время самостоятельный вид *Pinus cretacea* Kalenicz. рассматривается как *Pinus sylvestris* L. var. *cretacea* (Kalenicz.) Kom.

Три вида переведены в подвиды: *Pinus brutia* Ten. ssp. *brutia* (*P. stankeviczii* (Sukacz.) Fomin), *P. brutia* Ten. ssp. *eldarica* (Medw.) Nahal. (*P. eldarica* Medw.), *P. brutia* Ten. ssp. *pithyusa* (Stev.) Nahal. (*P. pithyusa* Stev.). Я полагаю, что в «Красной книге», написанной для широкого круга читателей, низводить указанные виды в ранг subspecies и varietes не следует. Это только ослабляет внимание к необходимости их охраны в первую очередь в отдельных республиках и в Советском Союзе в целом. Например, о *Daphne sophia* (эндеме Среднерусской возвышенности) и о *D. taurica* (эндеме горного Крыма) сами авторы «Красной книги» пишут, что эти виды все-таки различаются, имеют иную биологию и экологию, чем алтайский эндем *D. altaica*, в состав которого они включены. Эндемичный вид каменистых мест восточного Крыма и Западного Кавказа (Новороссийский р-н) *Paeonia lithophila* имеет совершенно другой облик (это мелкое растение) и иную экологию, чем степной *P. tenuifolia*.

Мне представляется неверным перевод кавказских эндемов *Pinus eldarica* и *P. pithyusa* в ранг подвидов. Это тем более странно, что авторы «Красной книги» в отношении установленных ими видов придерживаются иной точки зрения. Например, А. Л. Тахтаджян считает, что *Gymnospermium odessanum* (DC.) Takht. — эндем юга УССР, Молдавии и северо-восточной Румынии — отличается от *G. altaicum* (Pall.) Spach, эндема Алтая. На мой взгляд, эти виды не менее близки, чем упомянутые выше виды *Daphne* и *Paeonia*. Б. А. Юрцев переводит в ранг вида *Primula tschuktschorum* Kjellm. ssp. *beringensis* (A. Pors.) Jurtz. et Ju. Kozhevn., обозначая его как *P. beringensis* (A. Pors.) Jurtz.

Мы считаем, что список видов, включенных в «Красную книгу», далеко неполный и его следует увеличить. В то же время некоторые виды, которые сохранились в больших количествах, например *Hyssopus cretaceus* Dubjan. и *Allium ursinum* L., очевидно, из списка можно было бы исключить. В «Красную книгу» желательно внести некоторые дополнения, уточняющие данные о географическом распространении ряда видов: *Atropa belladona* L. (с. 128) произрастает также в Карпатах, Прикарпатье, в Росточье, Ополье; *Vitis sylvestris* C. C. Gmel. (с. 133) — в Закарпатье; *Arnica montana* L. (с. 30) — в Украинском Полесье (Житомирская обл. Олевский р-н); *Chamaespartium saggitale* (L.) P. Gibbs (с. 61) — в Закарпатье (окр. Ужгорода) и в Ивано-Франковской области, в окрестностях с. Добротов.

«Красная книга» — очень нужный и ценный справочник не только для ботаников, но и для всех любителей природы и организаций, имеющих то или иное отношение к охране природы. Выход ее в свет можно приветствовать. При переиздании «Красной книги» следовало бы увеличить количество рисунков и карт распространения указанных в ней видов растений. Очень полезно также издать «Атлас» растений, упомянутых в «Красной книге», желательно — с цветными рисунками.

*М. И. Котов.*

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 9 VII 1976.

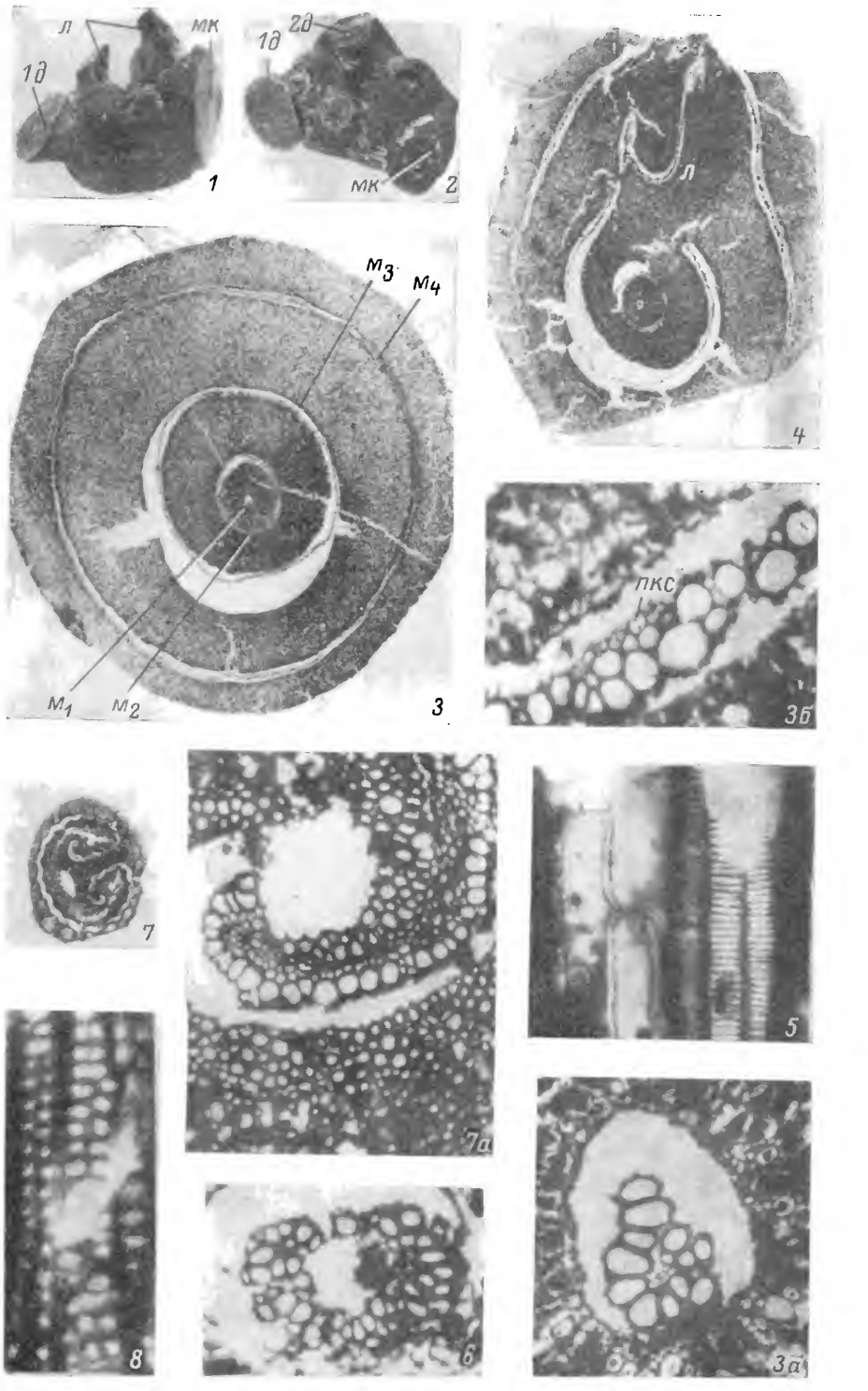



**Таблица I.** ***Matoniopteris sibirica*** **Snig. gen. et sp. nov.**

***1, 2*** — фрагмент окаменелого корневища с листовыми черешками: *1* — вид сбоку, *2* — вид сверху, ***мк*** — материнское корневище, ***1д*** — первое дочернее корневище, ***2д*** — второе дочернее корневище, ***л*** — листовые черешки, нат. вел.; *3* — поперечный срез корневища в области междоузлия, $м_1$—$м_4$ — меристелы, ×5, препарат м/1°: *3а* — центральная меристела на том же срезе, ×25, *3б* — участок эндархной ксилемы второй меристелы, ***пкс*** — группа протоксилемы, ×25, преп. тот же; *4* — поперечный срез корневища в области узла, ***л*** — листовой след и паренхимные лакуны во второй, третьей и четвертой меристелах, ×5, преп. м./1; *5* — лестничная трахеида метаксилемы и примыкающие клетки флоэмной паренхимы, ×400, преп. м/2°; *6* — поперечный срез центральной сифоностелической меристелы в одном из дочерних корневищ, ×25, преп. 2g/2; *7* — поперечный срез базальной части листового черешка, ×5, преп. л/8; *7а* — поперечный срез участка эндархной ксилемы листового черешка и примыкающей к ней основной ткани, ×25, преп. тот же; *8* — точечные трахеиды корня, отходящего от наружной меристелы, с супротивно расположенными округлыми порами, ×400, преп. 2д/4.

К стр. 860

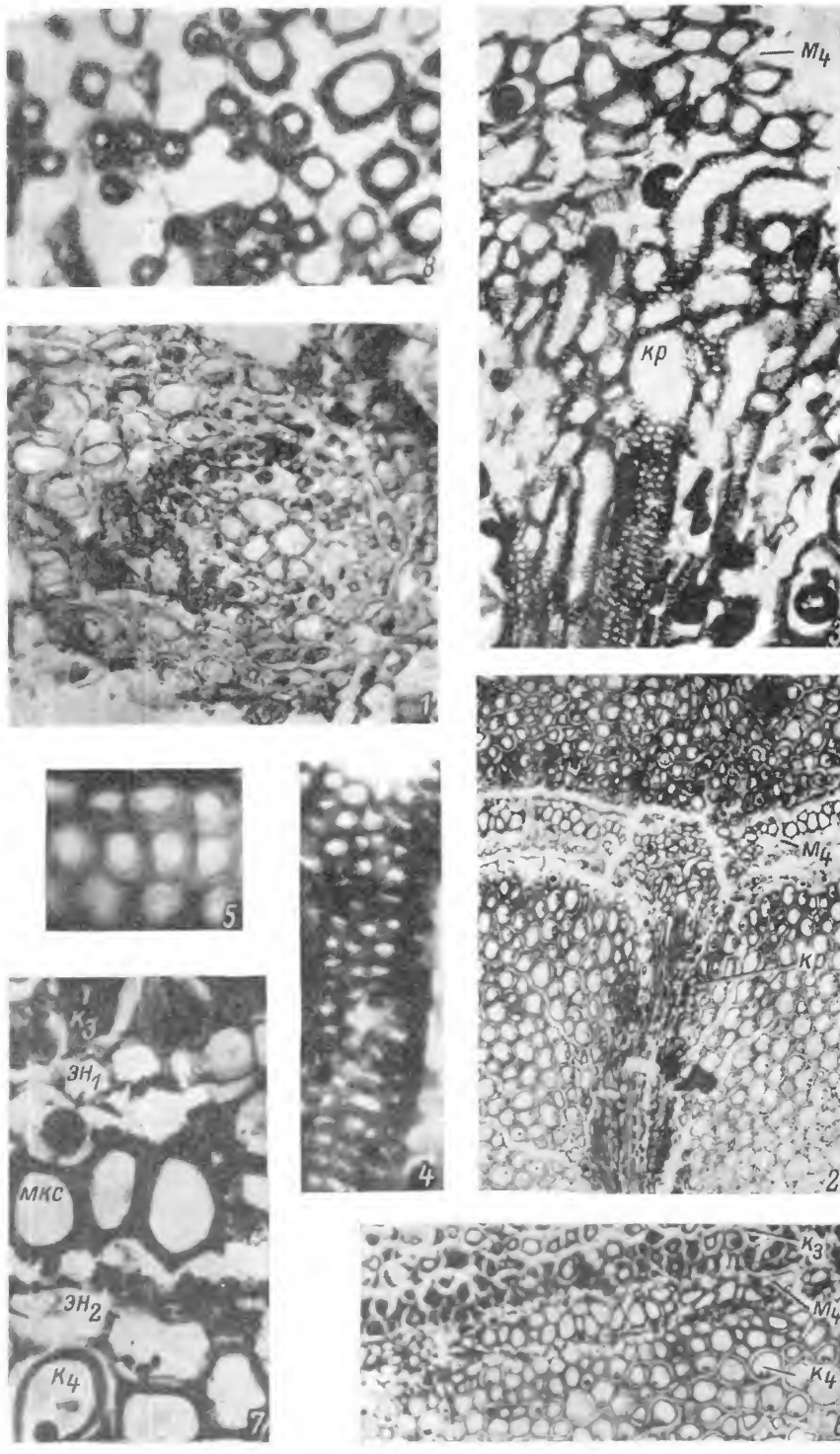



Таблица II. *Matoniopteris sibirica* Snig. gen. et sp. nov.

*1* — поперечный срез корня, проходящего через кору корневища, ×240, препарат 2д/14; *2* — продольный срез корня, отходящего от наружной меристелы, $м_4$ — четвертая меристела, *кр* — корень, ×50, преп. м/23; *3* — зона контакта точечных трахеид метаксилемы корня и лестничных трахеид в наружной меристеле корневища, ×240, преп. тот же; *4* — фрагмент точечной трахеиды, ×600, преп. тот же; *5* — точечные поры с округлыми апертурами, ×1000, преп. 2д/4; *6* — поперечный срез стелы, $м_4$ — наружная меристела, $к_4$ — наружная кора, $к_3$ — зона коры между третьей и четвертой меристелами, ×100, преп. 1д/7; *7* — увеличенный фрагмент меристелы на поперечном срезе корневища, *мкс* — метаксилема, $эн_1$ — внутренняя эндодерма, $эн_2$ — наружная эндодерма, $к_3$ — зона коры между третьей и четвертой меристелами, $к_4$ — наружная зона коры, ×600, преп. 2д/17; *8* — поперечный срез центральной части листового черешка с гнездами толстостенных клеток, разбросанных в толще тонкостенной паренхимы, ×600, преп. л/9.

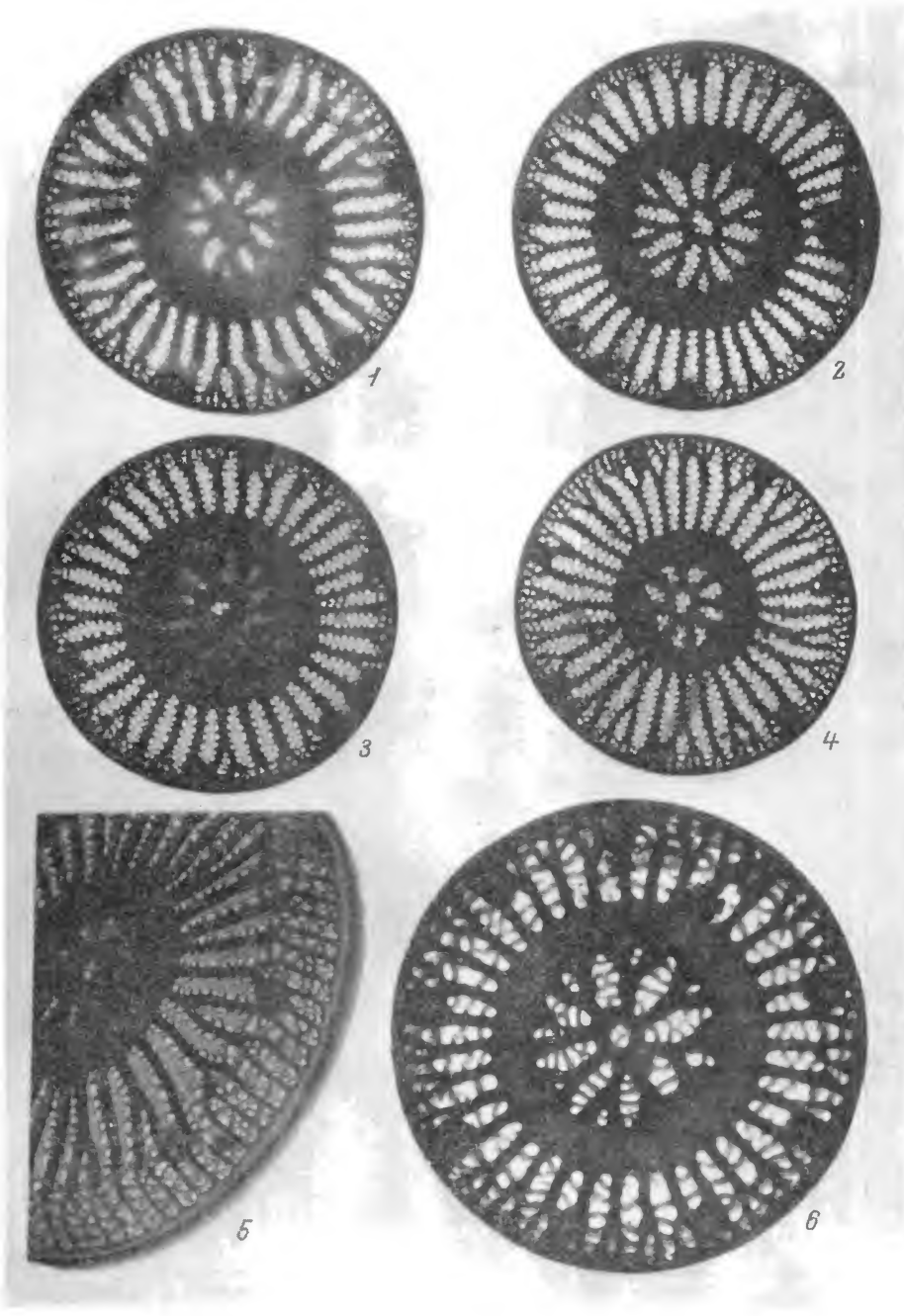



Таблица I

*Cyclotella pseudostelligera* Hust.

*1—4, 6* — створки (*1* — ×7600, *2* — ×6600, *3* — ×7000, *4* — ×6400, *6* — ×10 000); *5* — загиб створки с трубовидными выростами с опорой (×10 000).

К стр. 910

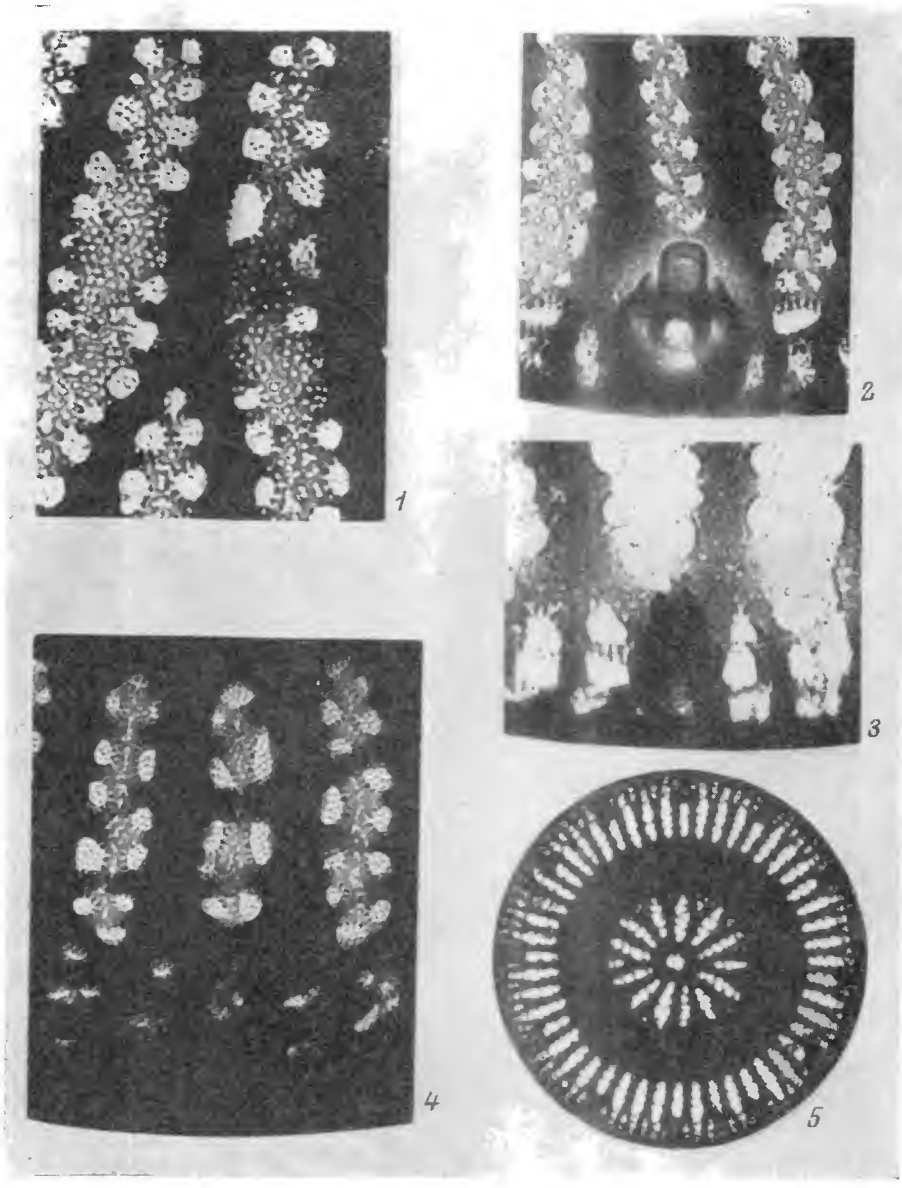



Таблица II

*Cyclotella pseudostelligera* Hust. (*1—3*) и *C. stelligera* Cl. et Crun. (*4*, *5*).

*1* — часть створки с альвеолярными штрихами (×30 000), *2* — трубковидный вырост с опорой (×41 000), *3* — двугубый вырост (×58 500), *4* — часть створки с альвеолярными штрихами (×30 000), *5* — створка (×4200).

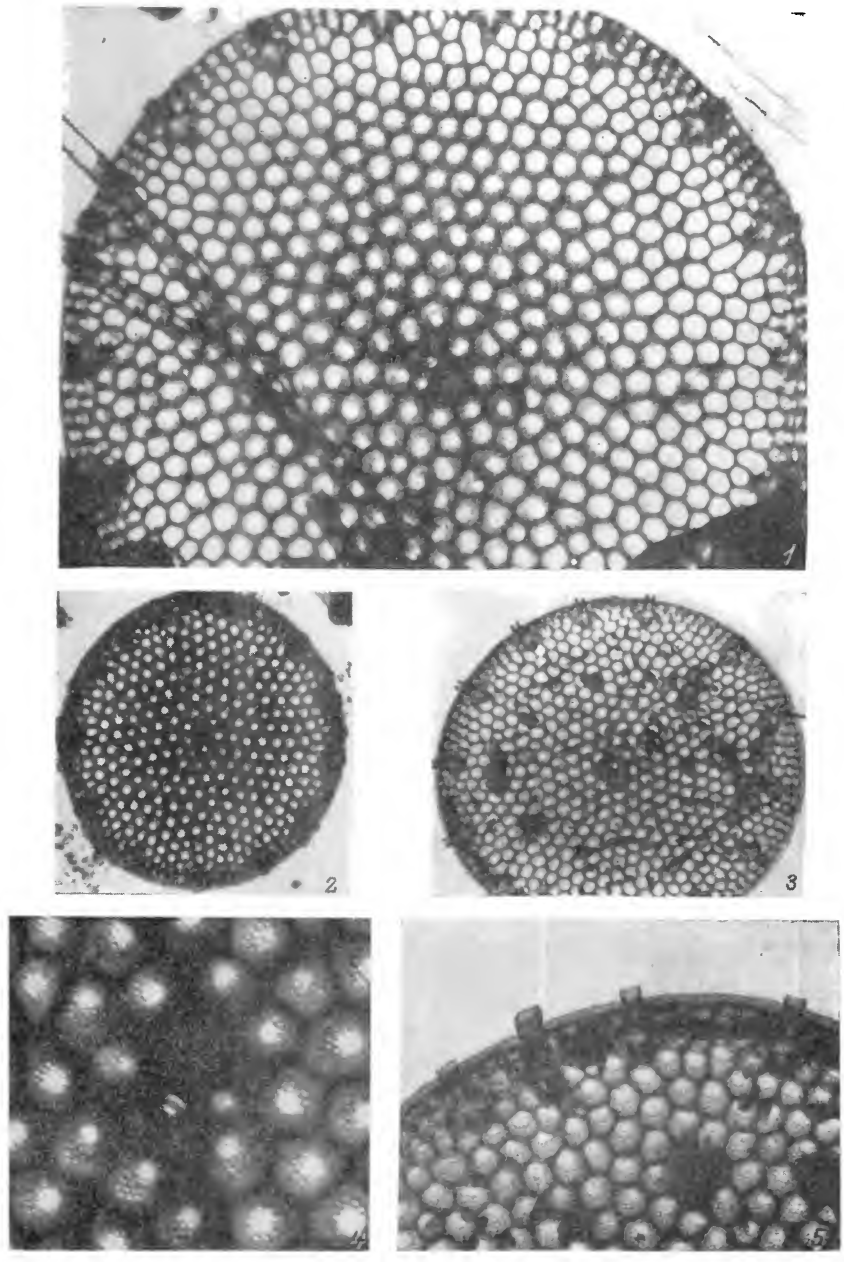


Таблица I

*Thalassiosira parvula* Makar. sp. nov. (ТЭМ).

*1—3* — створки (1 — ×11000, *2* — ×5500, *3* — ×5200); *4* — центральный подпертый вырост ×1600; *5* — край створки со щелевидным выростом и 3-мя краевыми подпертыми выростами, ×8000.

К стр. 908

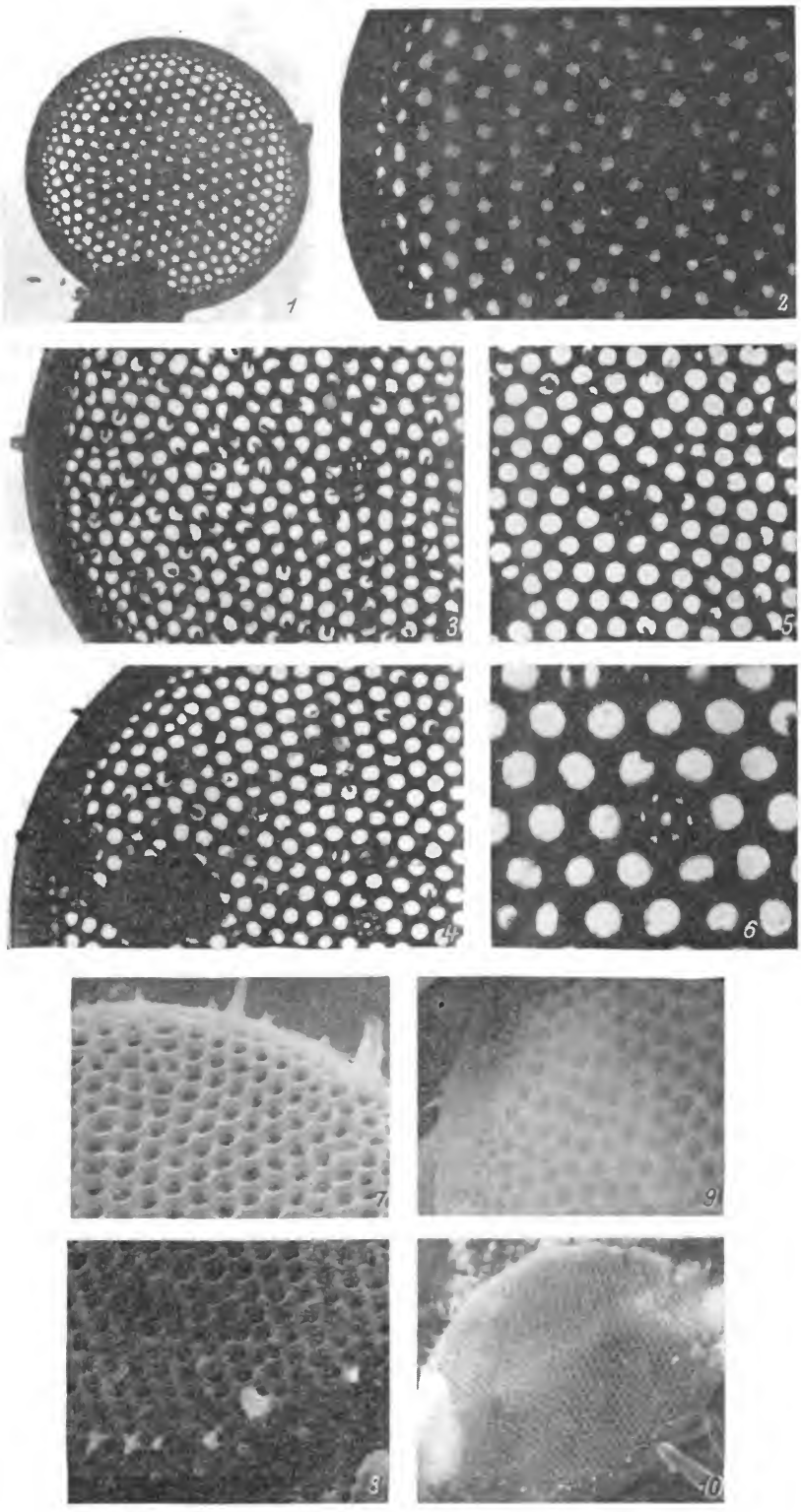
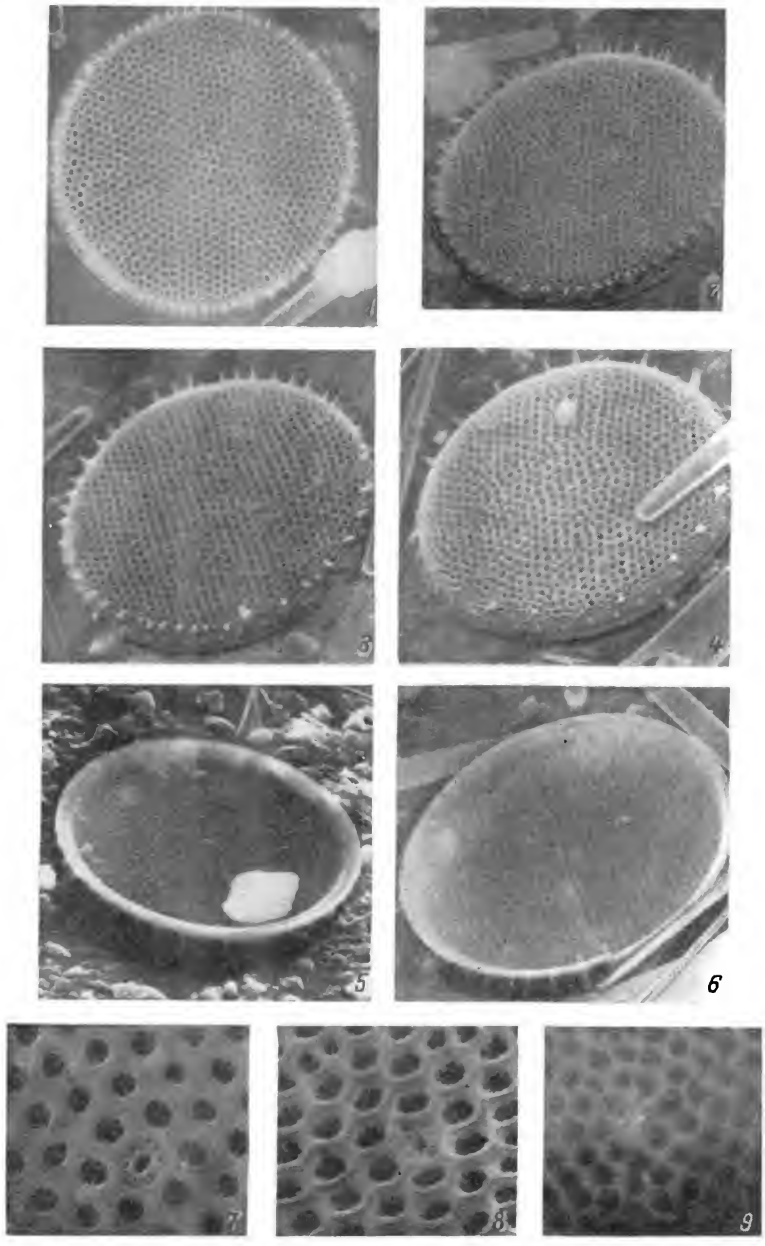


Таблица II

*1—9* — *Thalassiosira incerta* Makar.: *1* — створка, ×2770; *2—4* — часть створки с 4—6-ю центральными подпертыми выростами (*2* — ×8800; *3*, *4* — ×3200); *5*, *6* — центр створки с 3-мя и 6-ю подпертыми выростами (*5* — ×3200, *6* — ×7200); *7*, *8* — вид снаружи (*7* — край створки со щелевидным выростом, одним шипом и несколькими краевыми подпертыми выростами, ×3500; *8* — край створки со щелевидным выростом, расположенным в одном кольце с шипами, ×3000); *9* — вид изнутри: край створки со щелевидным выростом и внутренней частью краевых подпертых выростов, ×3000; *10* — *Thalassiosira excentrica* (Ehr.) Cl. — створка, ×800 (*1—6* — ТЭМ; *7—10* — СЭМ).

К стр. 908

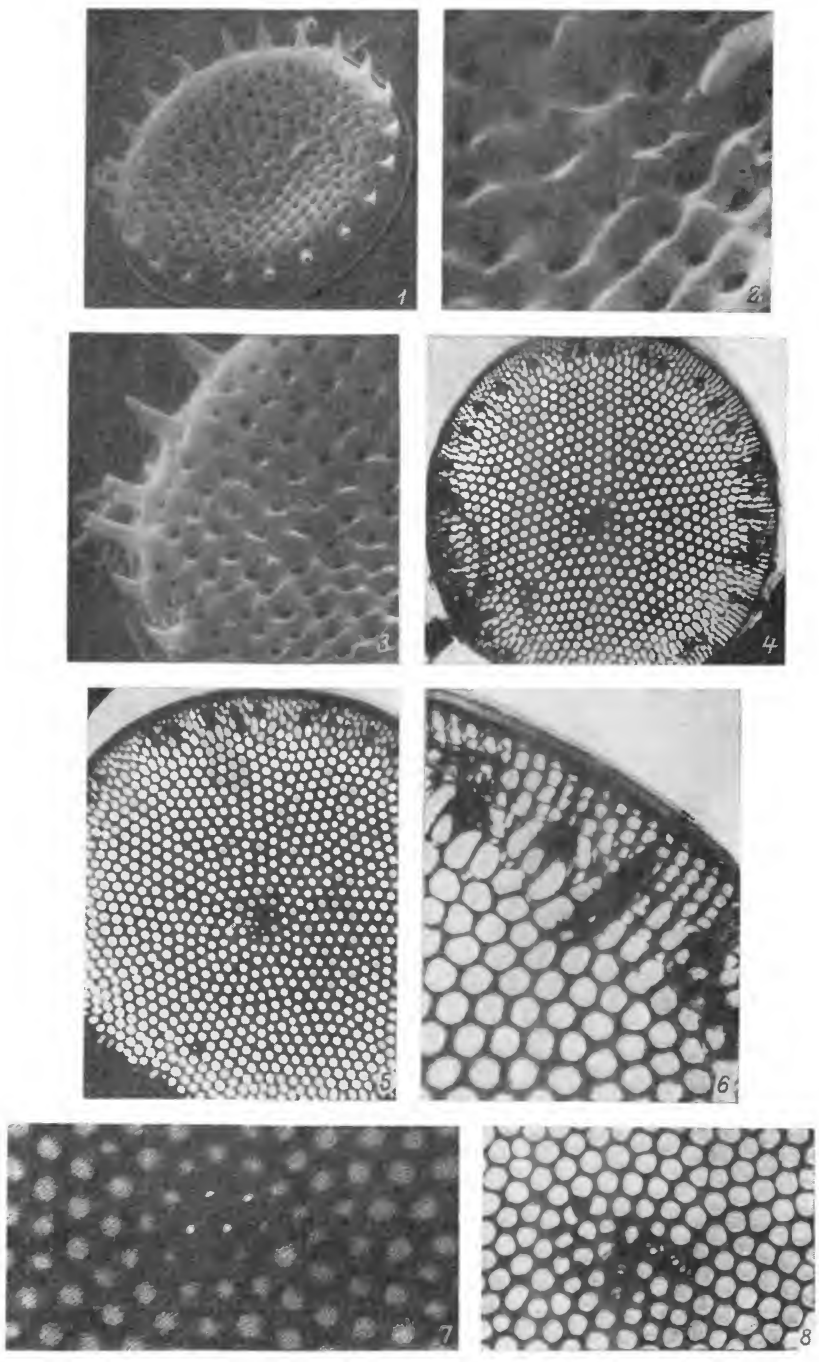


## Таблица III

*Thalassiosira incerta* Makar. (СЭМ).

*1* — створка в плане, вид снаружи, ×1200; *2—6* — различные створки, под углом 45°; *2—4* — вид снаружи (*2*, *3* — ×1200, *4* — ×1300); *5*, *6* — вид изнутри; *стрелками* показаны щелевидные выросты (*5* — ×2000, *6* — ×1200), *7—9* — центральные подпертые выросты, сгруппированные вокруг малой центральной ареолы (*7*, *8* — вид снаружи, ×5000; *9* — вид изнутри, ×3500).

К стр. 908



## Таблица IV

*1—3* — *Thalassiosira coronifera* (Pr.-Lavr.) Pr.-Lavr.: *1* — створка, ×2500, *2* — центр створки с одним подпертым выростом, ×10 000; *3* — край створки с краевыми подпертыми выростами и одним щелевидным выростом, ×5000; *4—8* — *Thalassiosira baltica* (Grun.) Ostf.: *4*, *5* — различные створки, ×2500; *6* — край створки с подпертыми выростами и одним щелевидным выростом, ×11 000; *7*, *8* — центр створки с 4-мя и 5-ю подпертыми выростами (*7* — ×11 000, *8* — ×5500) (*1—3* — СЭМ, *4—8* — ТЭМ).

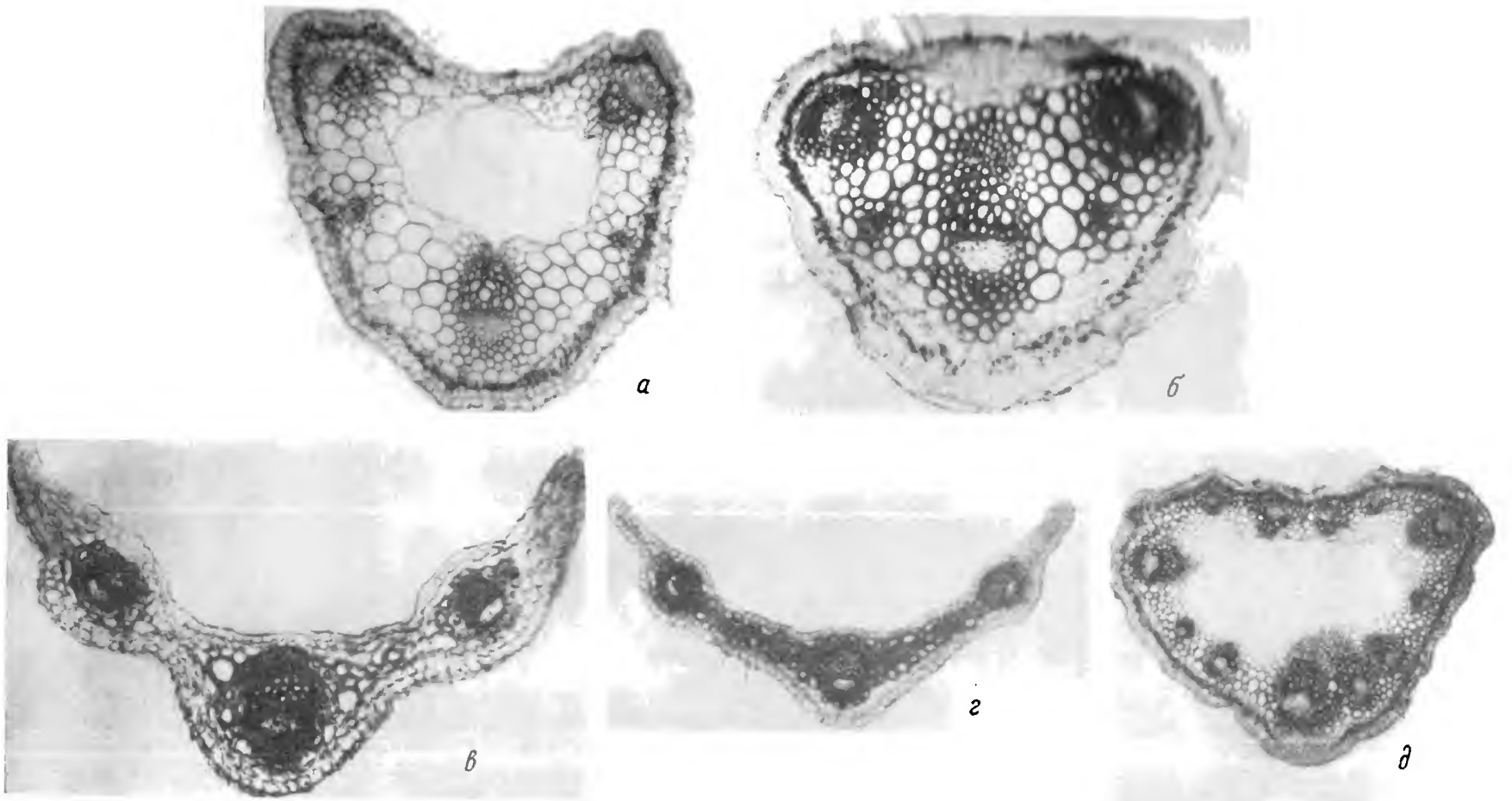



**Рис. 5. Строение черешка некоторых представителей родов *Consolida*, *Aconitella* и *Delphinium*.**
*а — Consolida regalis, б — C. divaricata, в — Aconitella hohenackeri, г — A. aconiti, д — Delphinium grandiflorum.*

*Vol. LXII* № 6

June, 1977

# BOTANICAL JOURNAL
## PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Page

**E. S. Teryokhin.** Origin and evolution of the basic types and modes of parasitism in flowering plants . . . . . 777

**V. L. Voznesensky, R. M. Reinus.** The temperature of assimilating organs of desert plants . . . . . 793

**M. K. Karabaev, T. A. Glagoleva, O. V. Zalensky.** The effect of oxygen on photosynthesis of *Chlorella* . . . . . 802

**G. A. Odumanova-Dunayeva.** Effect of the neighbouring infrared radiation on the plant photosynthesis in conditions of light culture . . . . . 811

**V. V. Ponomarenko.** The specific composition of wild growing apple trees in the U.S.S.R. and centers of their genetic diversity . . . . . 820

**B. A. Yurtsev.** On some questions of phytogeography of Northeastern Asia . . . 832

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH . . . . . 848

**S. I. Genkal.** On counting of some taxonomically significant structural elements of valves in the diatom algae of the family *Thalassiostraceae* Lebour emend. Hasle (*Bacillariophyta*). (848). — **Ju. G. Skripnikov.** The copying of plant roots by a rapid method. (851).

NEW TAXA . . . . . 854

**I. M. Krasnoborov.** New species of the genus *Helictotrichon* Bess. (*Poaceae*) from Tuva A.S.S.R. (854). — **I. A. Grudzinskaya.** New species — *Ulmus boissieri* (Boiss.) Grudz. (*Ulmaceae*) of elm from Iran. (856). — **E. N. Lomakin.** New species of the genus *Armeniaca* Scop. (*Rosaceae*). (857).

REPORTS . . . . . 858

**N. S. Snigirevskaya.** Rhizome of matoniaceous fern (family *Matoniaceae*, order *Filicales*) from the Jurassic deposits of East Siberia. (858). — **N. G. Rytova.** Influence of vernalization and dormancy on growth and structure of first leaves in shoot *Triticum aestivum* L. (862). — **V. I. Trifonova.** A comparative anatomical research of petiole in some representatives of genera *Consolida* (D C.) S. F. Gray, *Aconitella* Spach, *Delphintum* L. and *Aconitum* L. (*Ranunculaceae*). (866). — **G. L. Tyshkevich.** Systematical position of beech growing in Moldavia. (876). — **N. D. Agapova.** A new character in taxonomy of the genus *Ornithogalum* L. (*Liliaceae*). (883). — **S. S. Kharkevich, T. G. Buch, V. Yu. Barkalov, M. Yu. Gorshkov, A. E. Kojevnikov.** Flora and vegetation of the Island of Verkhoturov in Bering sea. (886). — **A. I. Schroeter, O. A. Ovdienko, L. N. Zaiko.** The distribution of species of *Helichrysum* Mill. (*Asteraceae*) in the Caucasus and Crimea. (900). — **A. A. Lekavichius, V. F. Butkus, J. A. Jaskonis.** Some new and very rare plant species found in Lithuania. (906). — **I. V. Makarova.** New data on the genus *Thalassiosira* Cl. (*Bacillariophyta*) from the Azovian (Maeotico) Sea. (907). — **S. I. Genkal.** On fine structure of valves of the diatom *Cyclotella pseudostelligera* Hust. (*Bacillariophyta*). (909). — **V. N. Baturina.** Materials to the algal flora of the Orenburg region. (911). — **N. S. Vodopyan.** Diatoms from Sarmatian deposits of the Transcarpathians. (914).

REVIEWS . . . . . 920

**E. S. Teryokhin, T. B. Batygina.** *V. A. Poddubnaya-Arnoldi.* Cytoembryology of angiospermous plants. 1976. (920). — **E. P. Matveyeva.** (A review). Grasslands of Yakutia. 1975. (923). — **K. E. Kononov, B. M. Mirkin.** Grasslands of Yakutia. 1975. (924). — **M. I. Kotov.** (A review). The Red Book. Wild-growing species of the flora of the U.S.S.R. requiring protection. 1975. (927).

1 р. 50 к.

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

**Э. С. Терехин.** Происхождение и эволюция основных типов и форм паразитизма цветковых растений . . . . . 777

**В. Л. Вознесенский, Р. М. Рейнус.** Температура ассимилирующих органов пустынных растений . . . . . 793

**М. К. Карабаев, Т. А. Глаголева, О. В. Заленский.** Влияние кислорода на фотосинтез хлореллы . . . . . 802

**Г. А. Одуманова-Дунаева.** Влияние ближней инфракрасной радиации на фотосинтез растений в условиях светокультуры . . . . . 811

**В. В. Пономаренко.** Видовой состав дикорастущих яблонь СССР и центры их генетического разнообразия . . . . . 820

**Б. А. Юрцев.** Некоторые вопросы ботанической географии Северо-Восточной Азии . . . . . 832

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ . . . . . 848

**С. И. Генкал.** К методике подсчета некоторых таксономически значимых структурных элементов створки у диатомовых водорослей сем. *Thalassiosiraceae* Lebour emend. Hasle (*Bacillariophyta*). (848). — **Ю. Г. Скрипников.** Ускоренный метод копирования корней растений. (851).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ . . . . . 854

**И. М. Красноборов.** Новый вид рода *Helictotrichon* Bess. (*Poaceae*) из Тувинской АССР. (854). — **И. А. Грудзинская.** Новый вид ильма — *Ulmus boissieri* (Boiss.) Grudz. (*Ulmaceae*) из Ирана. (856). — **Э. П. Ломакин.** Новый вид рода *Armeniaca* Scop. (*Rosaceae*). (857).

СООБЩЕНИЯ . . . . . 858

**Н. С. Снигиревская.** Корневище матониевого папоротника (сем. *Matoniaceae*, пор. *Filicales*) из юрских отложений Восточной Сибири. (858). — **Н. Г. Рытова.** Влияние яровизации и покоя на рост и строение первых листьев побегов *Triticum aestivum* L. (862). — **В. И. Трифонова.** Сравнительно-анатомическое исследование черешка некоторых представителей родов *Consolida* (DC.) S. F. Gray, *Aconitella* Spach, *Delphinium* L. и *Aconitum* L. (*Ranunculaceae*). (866). — **Г. Л. Тышкевич.** Систематическое положение бука, произрастающего в Молдавии. (876). — **Н. Д. Агапова.** Новый признак в систематике рода *Ornithogalum* L. (*Liliaceae*). (883). — **С. С. Харкевич, Т. Г. Буч, В. Ю. Баркалов, М. Ю. Горшков, А. Е. Кожевников.** Флора и растительность о. Верхотурова в Беринговом море. (886). — **А. И. Шретер, О. А. Овдиенко, Л. Н. Зайко.** Распространение видов рода *Helichrysum* Mill. (сем. *Asteraceae*) на Кавказе и в Крыму. (900). — **А. А. Лякавичюс, В. Ф. Буткус, Ю. А. Ясконис.** Новые и редкие виды растений Литвы. (906). — **П. В. Макарова.** Новые данные о роде *Thalassiosira* Cl. (*Bacillariophyta*) из Азовского моря. (907). — **С. И. Генкал.** О тонкой структуре створки диатомеи *Cyclotella pseudostelligera* Hust. (*Bacillariophyta*). (909). — **В. Н. Батурина.** Материалы к флоре водорослей Оренбургской области. (911). — **Н. С. Водоньян.** Диатомовые водоросли из сарматских отложений Закарпатья. (914).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ . . . . . 920

**Э. С. Терехин, Т. Б. Батыгина.** *В. А. Поддубная-Арнольди.* Цитоэмбриология покрытосеменных растений. 1976. (920). — **Е. П. Матвеева.** (Рецензия). Луга Якутии. 1975. (923). — **К. Е. Кононов, Б. М. Миркин.** Луга Якутии. 1975. (924). — **М. И. Котов.** (Рецензия). Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. 1975. (927).